ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

9

СЕНТЯБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

УДК 551.734.5 : 581.33

Н. Р. Мейер-Меликян, О. П. Тельнова

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ СПОРОДЕРМЫ ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ АРХЕОПТЕРИСОВЫХ ТИМАНО-ПЕЧОРСКОЙ ПРОВИНЦИИ

N. R. MEYER-MELIKYAN, O. P. TELNOVA. ULTRASTRUCTURE OF THE SPORODERM IN THE UPPER DEVONIAN ARCHAEOPTERIS PLANTS OF THE TIMAN-PECHORA PROVINCE

В результате изучения спор из спорангиев верхнедевонских археоптерисовых установлено, что на спороносном пере мегаспорангии располагаются ниже микроспорангиев. Каждому растению соответствует только один тип микро- и мегаспор. Микро- и мегаспоры *Archaeopteris* характеризуются наличием зоны (чаще неодинаковой ширины) и сходным мелкобугорчатым типом скульптуры экзины; различаются по размерам, длине и форме лучей щели разверзания (прямые или извилистые; простые или окаймленные), по наличию или отсутствию плотной оторочки, окаймляющей центральное тело. В ультрастроении спородермы археоптерисовых обнаружены признаки, характерные для пыльцевых зерен хвойных растений, — ламеллятная эндэкзина, ячеистая эктэкзина.

Археоптерисовые рассматриваются в классе прогимноспермовых, сочетающих в себе признаки примитивных папоротников и голосеменных (Мейен, 1987). Так, листья и спорангии археоптерисовых сходны с листьями и спорангиями папоротников (кладоксилеевых и зигоптериевых), а древесина имеет такое же строение, как у голосеменных. Важно отметить, что и другие вегетативные органы более продвинутых родов прогимноспермовых достигают уровня организации голосеменных. У археоптерисовых известна гетероспория. Из-за сочетания примитивных и прогрессивных признаков строения затруднена классификация этих растений. В связи с этим особенно важно детально изучить ультраструктуры спородермы, хорошо сохранившейся в ископаемом состоянии и несущей данные таксономические признаки.

Спороносные остатки археоптерисовых растений из верхнедевонских отложений Тимано-Печорской провинции нам любезно были предоставлены А. Л. Юриной. Выделенные из спорангиев микро- и мегаспоры фотографировались и изучались с помощью светового (СМ) и электронных микроскопов — сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ).

Archaeopteris sp. 1

(табл. I, II)

Остатки археоптерисового растения найдены во франских отложениях юго-западного склона Тимана (скважина 101, образец 101-7, глубина 97.0 м). Микро- и мегаспорангии *Archaeopteris* sp. 1 около 2 мм дл., до 0.5 мм шир., с хорошо сохранившимся клеточным покровом. Микроспорангий разделен на отдельные камеры, внутри которых содержатся микроспоры. Мегаспорангии целиком не сохранились; на месте отпечатка одного из них найдена группа мегаспор (три крупные и одна несколько меньших размеров) со сходными морфологическими признаками.

Микроспоры *Archaeopteris* sp. 1 округло-треугольные, экваториальный диам. 120—150 мкм, тетрадный рубец трехлучевой, значительно утолщен и приподнят над поверхностью, по длине он составляет примерно 2/3 радиуса споры, лучи утолщены до 10 мкм (табл. I, *а*, *е*). Экзина в области экватора развита неравномерно: с одной стороны ее расширение достигает 15 мкм, с противоположной — всего 8 мкм. Таким образом, наблюдается неравномерно расширенная оторочка, как бы смещенная в одну сторону. Между оторочкой и телом споры в СМ обнаружен четкий контур. Скульптура поверхности равномерная, неплотная, бородавчато-шиповатая. Поверхности дистальной и проксимальной сторон имеют одинаковый рисунок. С помощью СЭМ обнаружена более сложная скульптура микроспоры (табл. I, *а*, *д*). По краю видны хорошо сохранившиеся конические шипики до 1 мкм выс. и 0.5—1 мкм шир. у основания. Многие шипики сглажены и имеют форму бугорков. Бугорки и шипики соединены между собой основаниями. Под этим верхним ярусом скульптурных элементов просматривается нижний, состоящий из более мелких бугорков, до 0.1 мкм выс., и ямок в среднем до 0.5 мкм гл.; местами, где скульптурные элементы разрушены, ясно видна разноямочная поверхность нижнего яруса; крупные ямки достигают 1.5 мкм в диам., края их неровные, а дно ямчато-бугорчатое; мелкие ямки, 0.2—0.5 мкм в диам., обычно имеют ровные края (табл. I, *г*). В спородерме обнаружены перина, эктэкзина и эндэкзина (табл. II, *в*). В результате обработки для целей просвечивающей микроскопии обнаружено, что перина, образующая скульптуру поверхности, почти не сохранилась. Эктэкзина ячеисто-гранулярная, очень плотная, около 4 мкм толщ., стенки ячей 0.3 мкм толщ., а их просветы — от 0.05 до 0.5 мкм; в месте контакта с эндэкзиной эктэкзина часто имеет гранулярное строение. Эндэкзина довольно тонкая, плотная, по-видимому, гомогенная.

Мегаспоры крупные, до 500 мкм, округлые; у некоторых из них сохранилась тетраэдрическая форма (табл. I, *б*, *ж*). Скульптурные элементы проксимальной и дистальной сторон различны. Тетрадный рубец трехлучевой, совмещен со щелью прорастания, широкий, 15—20 мкм, высоко приподнят над поверхностью, имеет разнобугорчатую скульптуру. Край споры волнисто-бугорчатый (табл. I, *в*). Места сочленения спор в тетраде резко отличаются от остальной поверхности мегаспоры. Они почти лишены скульптуры (редко наблюдаются отдельные бугорки). По экватору споры образуется довольно широкая, неравномерно развитая оторочка, местами достигающая 80 мкм. Граница между оторочкой и телом четкая, выпуклая, своеобразно скульптурированная. Здесь обнаруживаются бородавки, шипики и мелкие ямки, до 1 мкм в диам. Экваториальная оторочка по скульптуре сходна с поверхностью тетрадного рубца. Ее скульптура разнородная — бугорчато-ямчатая; бугорки достигают 20 мкм в диам., по поверхности расположены неравномерно и имеют различную форму. Скульптурные элементы здесь также располагаются в два яруса: в нижнем — неравномерно распределенные и разновеликие ямки, а в верхнем — бугорки. Спородерма состоит из легкоразрушающейся перины, мощной эктэкзины, достигающей 13 мкм, и относительно толстой, 3—4 мкм, эндэкзины (табл. II, *а*, *в*). Эктэкзина мелкоячеистая, снаружи более плотная; стенки ячей достигают 1 мкм толщ., но чаще 0.5 мкм. Просветы ячей разные по форме, до 1 мкм в диам., около эндэкзины они могут достигать 2—3 мкм в диам. и часто сливаются между собой, образуя крупные просветы. В эндэкзине просматриваются ячеи с просветами до 0.05 мкм.

Archaeopteris sp. 2

(табл. III, IV)

Остатки археоптерисового растения найдены во франских отложениях северной части Верхне-Печорской впадины, вскрытых при бурении скважины 15-Вук-

тыл на глубину 96.0 м. Микро- и мегаспорангии оказались разрушенными; микро- и мегаспоры извлекались непосредственно из кусочков спорангиев, находящихся в породе.

Микроспоры *Archaeopteris* sp. 2 округлые, с трехлучевым тетрадным рубцом, 120—150 мкм в диам. (табл. III, *г*; IV, *в*). Щель разверзания относительно короткая, незначительно больше 1/2 радиуса споры. По экватору располагается оторочка, сильно смещенная в проксимальную сторону, максимальное расширение ее составляет 25—30 мкм. Скульптура дистальной и проксимальной сторон одинаковая — мелкобугорчатая. В СЭМ выявлена более сложная скульптура поверхности — двухъярусная, бугорчато-сетчато-ямчатая (табл. III, *в*, *д*). Бугорки различаются по размерам (от 1 до 2 мкм выс., основание от 0.8 до 2 мкм в диам.) и форме; вершины бугорков сглажены, на некоторых из них имеются еще более мелкие бугорки-бородавочки; бугорки сливаются основаниями, образуя неравномерную сетчатость; нижний ярус ямчатый, его строение просматривается в промежутках между бугорками; некоторые бугорки сливаются по всей высоте, образуя более крупные скульптурные элементы. Спородерма состоит из ячеистой эктэкзины и гомогенной эндэкзины. Эктэкзина 3.2 мкм шир., внешняя ее часть мелкоячеистая, во внутренней части, прилегающей к эндэкзине, размеры ячей увеличиваются до 0.1 мкм и образуют крупные полости. Непосредственно в месте контакта эктэкзины и эндэкзины наблюдаются отдельные спорополлениновые гранулы и частичное отслоение эктэкзины от эндэкзины. Эндэкзина очень плотная, около 1 мкм шир., гомогенная.

Мегаспоры округло-треугольные, 500—600 мкм в диам., с трехлучевым тетрадным лучом, иногда доходящим до краев споры (табл. IV, *а*, *г*). Тетрадный рубец широкий, до 2.2 мкм, высоко приподнят над поверхностью споры. Экваториальная оторочка развита неравномерно, она значительно расширяется по направлению лучей щели. Тело споры четко отграничено от оторочки своеобразным валиком, имеющим в центре углубление (табл. IV, *д*). Оторочка отличается от тела споры также имеющей четкий рисунок скульптурой поверхности. От центра споры к ее периферии диаметр и высота скульптурных элементов увеличиваются от 1 до 2 мкм. По краю оторочки наблюдаются узкоконические шипики и бугорки, иногда с сильно заостренными вершинами. В местах соприкосновения сестринских спор в тетрадах и на тетрадных рубцах наблюдаются очень мелкие скульптурные элементы в виде сглаженных бугорков, соединенных между собой основаниями (табл. IV, *б*). С дистальной стороны скульптурные элементы относительно однородны. В спородерме выявляются эктэкзина и эндэкзина (табл. III, *б*). Эктэкзина 10—12 мкм толщ., довольно рыхлая, ячеистая, в местах, прилегающих к эндэкзине, иногда гранулярная. Ячеи по форме разные, извилистые, стенки ячей 0.5—1 мкм толщ., ближе к центру споры сливаются и образуют небольшие воздушные полости. Эндэкзина довольно плотная, многоламеллятная, до 1.5—2 мкм толщ.

Archaeopteris sibirica Zalessky

(табл. V)

Остатки растения *A. sibirica* найдены во франских отложениях Северного Тимана (правобережье р. Волонга, обнажение 22, долбление 48). Целиком спорангии не сохранились, однако на их месте остались компактные группы микроспор. Мегаспоры найдены также не в спорангиях, а на их отпечатках.

Микроспоры *A. sibirica* округлые, 45—50 мкм в диам., имеют четкий трехлучевой тетрадный рубец (табл. V, *в*). Характерно, что длина лучей щели различна, а некоторые лучи раздваиваются на концах. Экваториальная оторочка развита неравномерно и достигает 5—6 мкм шир. Скульптура всей споры одина-

ковая — бугорчато-бородавчатая; бугорки разновеликие, до 2 мкм выс., у основания до 1 мкм, довольно часто сливаются друг с другом; на некоторых бугорках имеются еще и более мелкие бугорки-бородавочки (табл. V, *б*).

Спородерма 6—7 мкм толщ., состоит из перины, эктэкзины и эндэкзины. Перина относительно тонкая, около 0.5 мкм, она неплотно прилегает к эктэкзине, вследствие чего образуются камеры. Эктэкзина очень плотная, лишь местами в ней выявляются ячеи величиной до 0.1 мкм, в направлении к эндэкзине она становится более рыхлой и гранулярной. Эндэкзина, по-видимому, гомогенная, до 1 мкм толщ.

Мегаспоры около 150 мкм в диам., округло-треугольные, с широкой, до 10 мкм, относительно равномерной оторочкой (табл. V, *а*). Граница между оторочкой и телом споры четкая. Тетрадный рубец до 3—4 мкм толщ., трехлучевой, совмещен со щелью прорастания, доходит почти до края споры, несколько приподнят над поверхностью споры. Скульптура по всей поверхности споры однородная — шероховато-бугорчатая; бугорки сливаются основаниями, образуя плотную структуру (табл. V, *д*).

Обсуждение и выводы

Микро- и мегаспоры изученных археоптерисовых растений имеют сходство как по морфологии (округлое, округло-треугольное очертания, трехлучевой тетрадный рубец, бугорчато-шиповатая поверхность, наличие оторочки, чаще неравномерно развитой), так и по строению спородермы (ячеистая эктэкзина, ламеллятная эндэкзина). Однако для каждого из вышеописанных видов археоптерисовых выявлены видовые признаки строения спородермы микро- и мегаспор.

Микроспоры *Archaeopteris* sp. 1 отличаются от микроспор всех изученных нами и описанных в литературе археоптерисовых прежде всего наличием четкого утолщения между оторочкой и телом споры, а также значительным расширением тетрадного рубца. Они сходны с дисперсными спорами *Archaeozonotriletes micromanifestus* Naumova var. *macrotuberculatus* Tschibr.

Мегаспоры имеют разнобугорчатую скульптуру поверхности, сильно утолщенный тетрадный рубец с длинными лучами, почти доходящими до края споры. Самым четким отличительным признаком является мелкоячеистое строение эндэкзины, обнаруженное пока только у этого вида. По своим морфологическим признакам вышеописанные споры сходны со спорами *Archaeopteris halliana* J. (Daws.) Goepp. (длинные лучи щели разверзания утолщены), но отличаются от них скульптурой поверхности (Pettitt, 1966).

Микроспоры *Archaeopteris* sp. 2 по морфологическим признакам близки к микроспорам *A. fimbriata* Nath., но отличаются от них лишь несколько меньшими размерами скульптурных элементов.

Мегаспоры имеют своеобразное строение: они округло-треугольные, с оторочкой, расширяющейся по направлению лучей щели разверзания, имеют очень выпуклый контур вокруг тела с центральным углублением. Такого типа споры сходны с дисперсными спорами *Archaeozonotriletes optivus* Tschibr. Характерным является строение эндэкзины, в которой отчетливо выявляются полости разных форм и размеров, причем мелкие полости, сливаясь, образуют цепочки.

Таким образом, в результате проведенного исследования показано, что изучение спор из спорангиев имеет большое значение для установления критериев родовых и видовых признаков ископаемых спороморф. Определение ботанической принадлежности палеозойских дисперсных спор способствует созданию генетической классификации растений и спор, что в свою очередь позволит успешно использовать палинологические данные при реконструкциях палеофлористических сообществ в палеозое и их количественных соотношений в составе флор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. С. 129—137. — *Pettitt J. M.* Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. 1966. Vol. 13. N 4. P. 224—226.

Институт геологии КНЦ РАН
Сыктывкар

Получено 18 VI 1991

SUMMARY

Micro- and megaspores were taken from sporangia of the Devonian Archaeopteris plants. The micro- and ultrastructure of distal and proximal sides of these spores have been studied with the light and scanning electron microscopes. The taxonomic characters of the Archaeopteris plants have been determined.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.26

О. В. Бородулина

К МОРФОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ *DIATOMA TENUE* (*BACILLARIOPHYTA*)

O. V. BORODULINA. ON THE MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *DIATOMA TENUE* (*BACILLARIOPHYTA*)

Изучена морфологическая изменчивость *Diatoma tenue* в р. Тобол и ее притоке — р. Шортанды. Приведено описание изменчивости элементов структуры створок с использованием световой и электронной сканирующей микроскопии. Рассмотрена таксономия и дан расширенный диагноз для изученного вида.

В систематике диатомовых водорослей морфологическому критерию придается большое значение, поэтому по-прежнему актуально изучение морфологической изменчивости видов. Это тем более важно, поскольку при классификации диатомовых водорослей традиционно используются структура и форма кремниевого панциря, а новые современные методы исследования дают нам все бóльшую информацию о его морфологии. Одним из очень изменчивых видов диатомовых водорослей является *Diatoma tenue* Ag.

В альгологической литературе существуют две точки зрения на номенклатуру этого таксона. Многие альгологи признают его в ранге разновидности вида *D. elongatum* var. *tenue* (Ag.) V. H., принимая комбинацию H. van Heurck (1885), что отражено в большинстве крупных руководств и определителей (Hustedt, 1931; Диатомовый ..., 1950; Забелина и др., 1951; Cleve-Euler, 1953; van Landingham, 1969; Foged, 1981; и др.) и многочисленных более мелких публикациях. В монографии «Диатомовые водоросли Соединенных Штатов» R. Patrick и Ch. Reimer (1966) приняли более раннее законное название вида — *D. tenue* Ag., которое дал ему C. Agardh в 1812 г. При этом вид *D. elongatum* был низведен до статуса разновидности — *D. tenue* var. *elongatum* (Lyngbye, 1819), что было принято многими зарубежными авторами (Dodd, 1987; Rushforth, Merkley, 1988; Sicko-Goad et al., 1989; Shoeijs, 1989).

Материал и методика

Материалом для нашего исследования послужили бентосные пробы, собранные автором в верхнем течении р. Тобол и ее притоке — р. Шортанды в Северном Казахстане. Пробы были собраны в 1988—1991 гг. в разное время года с природных субстратов — камней и высших растений. Материал очищали горячим способом по общепринятой методике (Забелина и др., 1951). Приготовленные из очищенного материала препараты в фенол-формальдегидной смоле изучали с помощью светового микроскопа МБИ-3. При этом вели учет створок по шкале относительного обилия Вислоуха, в богатых пробах учитывали и створки, имеющие отклонения от диагноза. При фотографировании использовали фотонасадку

МФН-3. Несколько проб изучали в сканирующем электронном микроскопе JSM-35C.

Результаты и их обсуждение

Наблюдения в СМ и СЭМ показали, что для *D. tenue* можно отметить только два признака, которые остаются постоянными, — количество штрихов и ребер в 10 мкм, которое составляет 40—50 и 6—10 соответственно. Конфигурация же створки, ее длина и ширина, число двугубых выростов, расположение их относительно штрихов и само расположение штрихов изменяются.

В наших образцах размеры створок выходят за рамки известных диагнозов: створки были 8—70 мкм дл. и 3—5.5 шир. Форма створок изменялась от палочковидной с параллельными краями до эллипсоидной (табл. I, *1—10*), причем иногда встречались экземпляры с перетяжкой или выпуклостью посередине, гантелевидной формы или с отогнутым в одну сторону концом (табл. I, *2—8*). В последнем случае нередко наблюдалось изменение положения двугубого выроста относительно штрихов и осевого поля на другом конце створки. В норме щель двугубого выроста параллельна штрихам и перпендикулярна осевому полю (табл. II, *2*), у искривленных же створок она располагается под углом примерно в 45° к обеим структурам (табл. I, *11—14*). Однако эти признаки коррелируют не всегда, поскольку были найдены также створки с отогнутым концом, но параллельной штрихам щелью двугубого выроста (табл. II, *3*, *4*). Отметим, что на отогнутом конце, как правило, отсутствует двугубый вырост. Встречались экземпляры, у которых аномальное положение двугубого выроста сопровождалось искривлением ребер и штрихов, но при этом сохранялась обычная для *D. tenue* форма створки (табл. II, *5*, *6*). Следует отметить, что подобная морфологическая изменчивость наблюдалась только в осенних пробах.

Вопреки известным данным о приуроченности развития видов рода *Diatoma* к осенним и весенним сезонам мы наблюдали массовое развитие *D. tenue* в мелководном притоке р. Тобол летом, в июле, при +22 °С. Как показало тщательное изучение этой пробы в СЭМ, все экземпляры данного вида имеют по 2 двугубых выроста на створке (табл. I, *15*; II, *7—9*). В этой пробе не было обнаружено искривленных створок, но у некоторых экземпляров у одного из 2 двугубых выростов отчасти изменялось положение относительно штрихов и осевого поля (табл. I, *15*). Чаще всего двугубые выросты располагались по одну сторону от осевого поля, но встречалось и диагональное их расположение (табл. I, *15*). Весной 1991 г. створки с 2 выростами встречались как в притоке, так и в р. Тобол ниже притока.

Как оказалось, удвоение выростов на створке — для *D. tenue* обычное явление. Мы наблюдали это на створках, взятых из разных мест в бассейне р. Тобол, а Л. Н. Бухтиярова (1991) — на створках, взятых в р. Альма Крымской области. Следовательно, согласно электронно-микроскопическим данным (Round et al., 1990), диагноз рода *Diatoma* Bory следует дополнить этим признаком.

Изменчивость *Diatoma tenue* var. *elongatum* в культуре была отмечена С. И. Генкалом и В. А. Елизаровой (1989). При наблюдении в ТЭМ 10-летней культуры этой водоросли отмечалось отсутствие типичной формы створок. Авторы отмечают, что при длине не более 7 мкм форма створки варьировала от овальной до круглой, количество ребер сократилось до 1—6, располагались они не параллельно, а под разными углами. Двугубый вырост часто оказывался посередине створки, а осевое поле нередко отсутствовало. Данные об изменчивости некоторых других видов бесшовных диатомей (Чепурнов, 1992) наводят на мысль о том, что для этой группы наиболее характерна изменчивость формы створки.

В связи со значительной изменчивостью формы и размеров изученного вида было описано много разновидностей для *D. elongatum* Ag. (= *D. tenue* var. *elongatum* Lyngb.) (Еленкин, 1914; Порецкий, Шешукова, 1953; Cleve-Euler,

1953), большинство из которых А. П. Скабичевский (1959, 1960) свел в синонимы вида *D. tenue* и разновидности *D. tenue* var. *elongatum*. Главным аргументом при этом было то, что при культивировании *D. tenue* var. *elongatum* между крайними формами наблюдались постепенные переходы (Скабичевский, 1960), а форма створки варьировала от нормальной до овальной и даже бутылковидной.

Широкий диапазон изменчивости формы створок наблюдал Скабичевский (1955) в природном материале у *Diatoma nanum* Skab. При длине 8—18 мкм и ширине 4.5—5 мкм форма створки изменялась от ланцетной со слегка головчатыми концами до овальной. При этом в р. Иркут встречались створки с отогнутым концом, а иногда и с обоими концами, отогнутыми в разные стороны. К сожалению, этот вид не был изучен в ЭМ, но по тем признакам, которые можно наблюдать на уровне световой микроскопии (длине, ширине, количеству ребер в 10 мкм, изменчивости створки), *D. nanum* целиком вписывается в диагноз *D. tenue*, который мы приводим далее. Вероятно, этот вид является синонимом последнего. К такому выводу нас приводит и сходная экология обоих видов: *D. nanum* и *D. tenue* обильно развиваются в неглубоких реках с высоким процентным содержанием солоноватоводных диатомей (Андреев и др., 1963).

В современной литературе упоминается *D. elongatum* var. *tenue* f. *normalis* Kūtz. (= *D. tenue* var. *tenue* f. *normalis* Kutz.) (Cleve-Euler, 1953; Левадная, 1986). Эта форма отличается от типовой лишь отогнутым в сторону концом. Из наших наблюдений, приведенных выше, следует, что отогнутый конец — обычный факт морфологической изменчивости, и, следовательно, нет необходимости сохранять эту форму. В диагнозе, приведенном Бухтияровой (1991) для вышеназванной формы, вызывает сомнение количество ребер в 10 мкм. Автором в тексте указано 14 ребер в 10 мкм, в то время как на иллюстрации (рис. 3, *1*) можно обнаружить не более 10 ребер в 10 мкм.

Морфологическая изменчивость *D. tenue* породила большую синонимику (Hustedt, 1931; Скабичевский, 1960; Patrick, Reimer, 1966). В приводимом далее диагнозе мы предлагаем еще два синонима. Размеры створок *D. tenue* приведены с учетом литературных данных.

Diatoma tenue Ag. 1812, Sv. Bot. 7 : tab. 491, fig. 4, 5. — Syn.: *D. nanum* Skab. (Скабичевский, 1955 : 42—43, фиг. 1—7, 10—16, 18); *D. elongatum* var. *tenue* f. *normalis* Kutz. (Cleve-Euler, 1953 : 24, fig. 331, f.).

Створки от линейных ло ланцетных и эллипсоидных, 8—70 мкм дл., 3—7 мкм шир. Концы закругленные, иногда слегка головчатые, встречаются створки с отогнутыми концами. Форма створки сильно варьирует. Штрихи однорядные, 40—50 в 10 мкм, перпендикулярные осевому полю, на концах радиальные. Ребер 6—10 в 10 мкм. Одиночный двугубый вырост расположен на конце створки, чаще на первом ребре, одним концом касается осевого поля. Щель выроста перпендикулярна осевому полю и параллельна ребрам, иногда она располагается под острым углом к обеим структурам. Встречаются экземпляры с 2 выростами на створке — по 1 на каждом конце. Поровое поле находится на загибе створки и характеризуется более плотно расположенными рядами ареол, параллельных осевому полю (табл. I, *1—15*; II, *1—9*).

Метафитонный вид, галофил, бета-мезосапроб.

В заключение выражаю признательность И. В. Макаровой за ценные советы в процессе подготовки статьи; благодарю Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву за микрофотографирование в СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Г. П., Горячева Г. И., Скабичевский А. П., Чернявская М. А., Чистяков Л. Д. Водоросли реки Иртыш и его бассейна // Тр. Томск. гос. ун-та. Томск: Изд-во ТГУ, 1963. Т. 152. С. 63—103. — *Бухтиярова Л. Н.* Новые и редкие *Bacillariophyta* из континентальных

водоемов Горного Крыма // Альгология. 1991. Т. 1. № 2. С. 70—76. — *Генкал С. И., Елизарова В. А.* Новые данные по изменчивости водоросли *Diatoma elongatum* Ag. в культуре // Биол. внутр. вод. 1989. № 8. С. 32—36. — *Диатомовый* анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок *Pennales* / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Кн. 3. Л.: Госгеолиздат, 1950. 635 с. — *Еленкин А. А.* Пресноводные водоросли Камчатки // Камчатская экспедиция Ф. И. Рябушинского. М., 1914. Вып. 2. С. 3—402. — *Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С.* Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М.: Сов. наука, 1951. 619 с. — *Левадная Г. Д.* Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986. 284 с. — *Порецкий В. С., Шешукова В. С.* Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек // Диатомовый сб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. С. 105—172. — *Скабичевский А. П.* О новом виде рода *Diatoma* DC. // Бот. матер. Отд. споровых растений БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 42—44. — *Скабичевский А. П.* Изменчивость некоторых видов диатомовых водорослей в чистой культуре // Бот. матер. Отд. споровых растений БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 46—57. — *Скабичевский А. П.* Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 349 с. — *Чепурнов В. А.* Фенотипическая изменчивость формы створок *Licmophora abbreviata* Ag. (*Bacillariophyta*) // Альгология. 1992. Т. 2. № 4. С. 12—14. — *Agardh C. A.* Systema *Algarum*. Lundae, 1824. 312 p. — *Cleve-Euler A.* Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Tell 2. Srockholm: Almqvist, Wiksells Boktryckeri AB, 1953. 158 S. — *Dodd J.* The illustrated flora of Illinois diatoms. Illinois: Illin. Univ. Press, 1987. 477 p. — *Fogel N.* Diatoms in Alaska. Jena: Cramer Verlag, 1981. 317 S. — *Heurck H. van.* Synopsis des Diatomees de Belgique. Anvers: Ed. par L'Autors, 1885. 235 S. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. T. 2. Lief. 1. Leipzig: Akadem. Verlag, m. b. H., 1931. 176 S. — *Landingham S. L. van.* Catalogue of fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Lehre: Verlag J. Cramer, 1969. 1756 p. — *Lyngbye H. Ch.* Tentamen Hydrophytologiae Danicae. Hafniae, 1819. 248 p. — *Patrick R., Reimer Ch. W.* The diatoms of United States. Vol. 1. Philadelphia: Livingston Publ. Comp., 1966. 688 p. — *Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G.* The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1990. 747 p. — *Rushforth S. R., Merkley G. S.* Comprehensive list by habitat of the algae of Utah, USA // Gr. Basin Natur. 1988. Vol. 48. N 2. P. 154—179. — *Sicko-Goad L., Kociolek I. P., Stoermer E. F.* Patterns of mucilage production and secretion in pennate diatoms // Proc. 47 Ann. Meet. Electron. microscopy. 1989. P. 1016—1017. — *Snoeijs P. J. M.* Ecological effects of cooling water discharge on hydrolittoral epilithic diatoms communites in the Northern Baltic sea // Diatom. Res. 1989. Vol. 4. N 2. P. 373—398.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VIII 1992

УДК 574.64 : 581.526.3

Г. М. Воскобойников, Е. Ю. Зубова, Д. Тыравска, Б. Масликовска, Л. Богданович

ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ПОДВИЖНОСТЬ СПОР *LAMINARIA SACCHARINA* (*LAMINARIACEAE*) И КЛЕТОК *PLATYMONAS VIRIDIS* (*CHLAMYDOMONADIACEAE*)

G. M. VOSKOBOINIKOV, E. Yu. ZUBOVA, D. TYRAVSKA, B. MASLIKOVSKA, L. BOGDANOVICH. THE IMPACT OF HEAVY METALS ON THE MOBILITY OF SPORES OF *LAMINARIA SACCHARINA* (*LAMINARIACEAE*) AND CELLS OF *PLATIMONAS VIRIDIS* (*CHLAMYDOMONADIACEAE*)

Рассматривается влияние двух наиболее токсичных металлов — кадмия и меди — на двигательную активность спор ламинарии сахаристой и клеток морского жгутиконосца платимонаса в зависимости от концентрации и времени действия токсиканта. Показано, что медь обладает более мощным альтерирующим действием, чем кадмий, и если 100%-я гибель экспериментального материала под влиянием кадмия в концентрации 5 ppm наступала через 18 ч, то под влиянием меди (при этой

же концентрации) — через 1 ч. Предполагается, что выявленные различия в реакции клеток платимонаса и спор водорослей на действие токсиканта обусловлены морфологическими особенностями организма.

Известны способность морских водорослей к аккумуляции тяжелых металлов и влияние последних на физиологическое состояние организма (Полищук, 1973; Hall et al., 1979; Mackham et al., 1980; Thomas et al., 1980; Kremer, Kirst, 1982; Христофорова, 1985; Бурдин и др., 1987; Золотухина и др., 1987; Камнев, 1989; Золотухина, Гавриленко, 1990; Yarish et al., 1991). В связи с развитием работ по воспроизводству ламинариевых водорослей возник вопрос об их устойчивости на разных стадиях онтогенеза к воздействию тяжелых металлов. В нашем исследовании анализируется влияние кадмия и меди — двух наиболее токсичных металлов — на подвижность спор ламинарии сахаристой. Данный функциональный признак может служить критерием жизнеспособности спор (Kaneko, 1972). Так как в естественных условиях в процессе онтогенеза споры ламинарии постепенно теряют подвижность, нами для исследования был выбран еще один объект — морской жгутиконосец платимонас.

Материал и методика

Двухгодичные талломы ламинарии сахаристой *Laminaria saccharina* (L.) Lam. со зрелыми спороносными пятнами собирали на глубине 2—5 м в губе Дальнезеленецкой Баренцева моря. Споры выделяли по методике, описанной ранее (Макаров и др., 1987). Полученную суспензию разводили до концентрации 1 000 000 кл/мл, разливали по бакпечаткам, куда с помощью микропипеток вводили растворы сернокислых солей меди и кадмия заданной концентрации. По аналогичной схеме проводили эксперименты и с одноклеточной зеленой водорослью *Platymonas viridis* Rouch. Действующие концентрации для меди — от 0.5 до 20, для кадмия — от 0.1 до 20 мкг/л. Контроль за подвижностью клеток проводили с помощью светового микроскопа через 15, 30, 60 мин от начала опыта и далее до окончания эксперимента. Продолжительность эксперимента составляла 24 ч, что определялось по поведению спор в контрольном варианте, а также по ответной реакции объектов на воздействие металлов. Для удобства описания состояния клеток определены три уровня их подвижности — высокий (контроль), низкий и нулевой. Все эксперименты осуществлялись в августе месяце при температуре +5—8 °С в трех повторностях для каждой концентрации металлов.

Результаты

Бóльшая часть спор ламинарии, не подвергшаяся воздействию металлов (контроль), сохраняла подвижность до конца эксперимента. К концу опыта у 40—45% она была низкой, а часть спор, прекратив движение, осела на субстрат.

Уровень подвижности клеток платимонаса, не испытавших влияния металлов, оставался неизменным в ходе всего эксперимента.

Действие кадмия в наименьших использованных концентрациях (0.1 и 0.5 мкг/л) проявилось через 1 ч в экспериментах со спорами и через 1.5 ч в опытах с платимонасом (рис. 1, *а*, *б*). При более длительном воздействии кадмия в таких концентрациях подвижность клеток продолжала снижаться, и к концу эксперимента лишь 2—5% спор и клеток платимонаса обладали низким уровнем подвижности, а остальные прекратили движение.

При концентрации кадмия в среде 1 мкг/л незначительное замедление движения у части спор (2—5%) отмечалось через 30 мин от начала опыта. Аналогичное изменение активности движения у клеток платимонаса проявилось лишь через 1 ч. Как показано на рис. 2, в ходе дальнейшего эксперимента постепенно

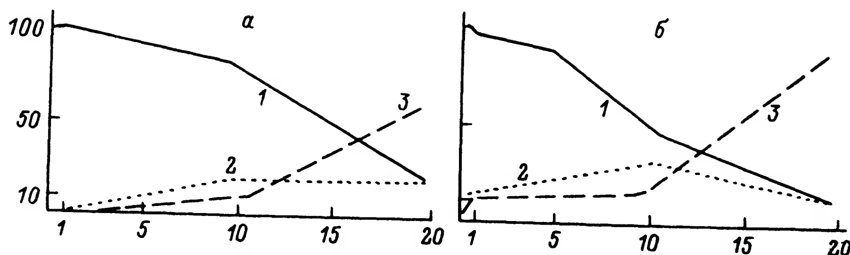


Рис. 1. Влияние различных концентраций кадмия на подвижность клеток *Platymonas viridis* (*а*) и спор *Laminaria saccharina* (*б*).

Экспозиция 1 ч. Степень подвижности: *1* — высокая, *2* — низкая; *3* — неподвижность. По оси абсцисс — концентрация кадмия, ppm; по оси ординат — количество клеток, %.

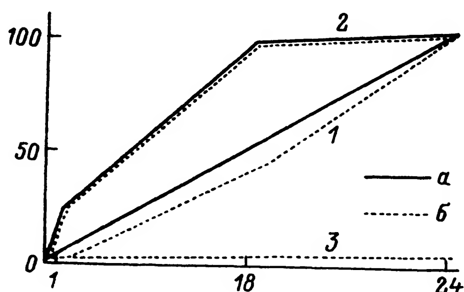


Рис. 2. Зависимость количества неподвижных спор *Laminaria saccharina* (*а*) и клеток *Platymonas viridis* (*б*) от времени действия кадмия.

Концентрация, ppm: *1* — 1, *2* — 5; *3* — контроль. По оси абсцисс — время, ч; по оси ординат — доля неподвижных спор и клеток, %.

увеличивалось число клеток с низким уровнем активности движения, а также клеток, утративших подвижность. Число последних к 18 ч от начала опыта достигало 60% у спор ламинарии и 40% у платимонаса. К концу эксперимента подвижных клеток ни среди спор, ни в культуре платимонаса не было.

При воздействии кадмия в концентрации 5 мкг/л отмечено незначительное снижение интенсивности движения спор ламинарии и клеток платимонаса также через 30 мин, а при действии металла в течение 1 ч (рис. 2) у 15—20% спор отмечались аномалии не только в активности, но и в характере движения. Некоторые споры начинали вращаться вокруг своей оси, временами прекращая движение. Через 5—20 мин они полностью теряли подвижность. У клеток платимонаса изменений в характере движения не наблюдалось. Остановка клеток происходила постепенно через замедление скорости движения. К 18 ч эксперимента лишь 1—2% от общего числа спор проявляли подвижность; в культуре платимонаса число подвижных клеток достигало 4—5%.

Присутствие кадмия в среде в концентрации 10 мкг/л наиболее ярко, как и в предыдущем варианте опыта, проявлялось через 1 ч от начала эксперимента. При увеличении времени действия кадмия в данной концентрации наблюдались постепенное снижение уровня активности движения клеток и возрастание числа неподвижных клеток. Визуально наблюдалась полная остановка всех клеток к 18 ч эксперимента.

Действие металла в концентрации до 20 мкг/л в течение 1 ч вызывало остановку до 80% спор ламинарии и 60% клеток платимонаса, а уже через 2 ч действия металла в данной концентрации наблюдалась полная неподвижность клеток (рис. 1, 2).

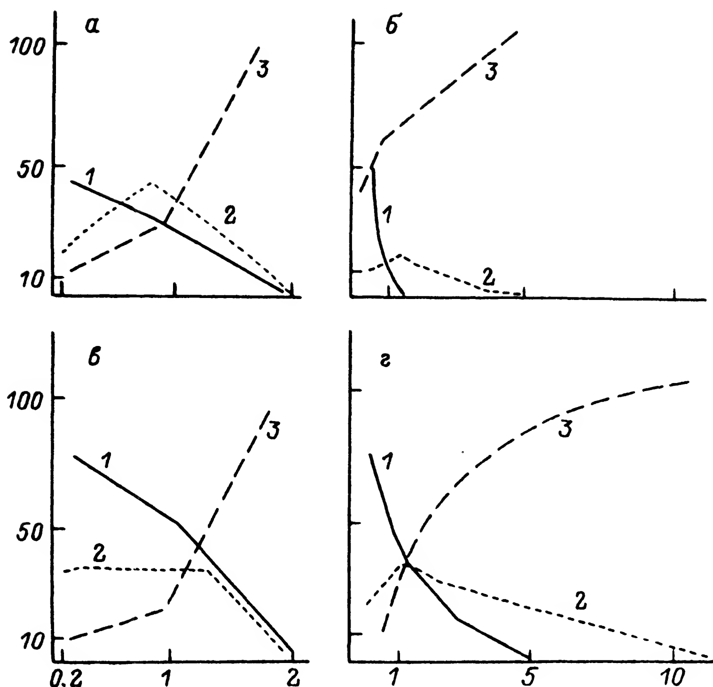


Рис. 3. Влияние меди на подвижность спор *Laminaria saccharina* (*а*, *б*) и клеток *Platymonas viridis* (*в*, *г*).

Концентрация, ppm: *а*, *в* — 0.5; *б*, *г* — от 1 до 10; экспозиция, ч: *а*, *в* — 2; *б*, *г* — 1. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Токсичность другого тяжелого металла — меди — проявлялась в большей степени, чем кадмия. При концентрации меди в среде 0.5 мкг/л изменения в подвижности клеток были отмечены уже через 15 мин от начала эксперимента. Примерно 20% спор характеризовались низким уровнем подвижности, а около 5% спор осели на субстрат. В первые 15 мин опыта около 30—35% клеток платимонаса также замедлили движение, из них у 10—15% движение едва отмечалось. Как и в предыдущем опыте, у части спор ламинарии изменялся характер движения с поступательного на вращательный вокруг своей оси с последующей остановкой. При более продолжительном воздействии меди наблюдались постепенное замедление движения всех объектов исследования и к концу 2-го ч опыта их полная остановка (рис. 3, *а*, *в*).

При воздействии меди в концентрации 1 мкг/л через 30 мин от начала опыта замедлялось движение всех клеток, а по прошествии 1 ч сохраняли низкий уровень подвижности лишь около 15% спор и 30—40% клеток платимонаса. Большой процент осевших спор обнаруживался на субстрате в виде конгломератов. Дальнейшее увеличение концентрации меди (5, 10, 20 мкг/л) приводит к полной остановке спор уже в первые 15 мин воздействия (рис. 3, *б*, *г*).

У клеток платимонаса процесс снижения двигательной активности под воздействием меди несколько растянут. Через 15 мин воздействия металла в концентрации 5 мкг/л еще около 5—15% клеток проявляют низкую активность, при концентрации 10 мкг/л число слабо подвижных клеток равняется 1—2%. При увеличении времени воздействия число клеток, прекративших движение, возрастает (при каждой из использованных концентраций токсиканта).

Обсуждение

Влияние металлов на процесс спорообразования, движения спор водорослей описано в единичных работах. Р. А. Полищук (1973) в своем исследовании отмечает возможность подавления под воздействием меди процессов выхода, оседания и прорастания спор у ульвовых водорослей. Соединения родона и кадмия могут нарушать процесс образования и развития апланоспор у хлореллы (Mazurek et al., 1990). Нам не известны данные о влиянии меди, кадмия, других металлов на спорогенез ламинариевых и на подвижность одноклеточных водорослей.

В нашем эксперименте уровень подвижности у 50% спор контрольного варианта значительно снизился к концу опыта (рис. 1). Подобные значения изменения уровня подвижности спор ламинариевых были отмечены Т. Н. Крупновой (1984) и В. Н. Макаровым (1987) при изучении поведения спор в течение 2 сут после их выхода из спорогенной ткани. На основании этих наблюдений можно заключить, что полученная нами для экспериментов суспензия спор (контроль) обладала высокой степенью жизнеспособности, а наблюдаемое в ходе эксперимента постепенное снижение подвижности спор является естественным процессом.

Практически все концентрации металлов, использованные нами в эксперименте, вызывают замедление скорости движения, а при длительном временнóм периоде и высокой концентрации — остановку движения.

Воздействие кадмия в концентрациях от 0.1 до 10 мкг/л при экспозиции до 30 мин незначительно отражалось на подвижности клеток. Только увеличение экспозиции до 1 ч и более либо повышение концентрации металла до 20 мкг/л при 30-минутной экспозиции вызывало явные изменения в уровне подвижности спор и платимонаса. В многочисленных работах по воздействию металлов на водоросли отмечалось наличие латентного периода, продолжительность которого зависит от биологических особенностей организма и концентрации металла (Полищук, 1973; Marckham et al., 1980; Бурдин и др., 1987; Золотухина и др., 1987; Камнев, 1989).

При анализе влияния одинаковых концентраций солей кадмия и меди (рис. 2, 3) обращает на себя внимание значительно более быстрая ответная реакция подвижных клеток на воздействие меди. Если токсическое действие кадмия проявляется через 1 ч после начала эксперимента со спорами ламинарии и через 1.5 ч с платимонасом, то действие меди — через 15 мин.

Наши результаты согласуются с мнением большинства исследователей, относящих медь к одному из самых токсичных элементов. Так, по данным Дж. Мура и С. Рамамурти (1987), исследовавших у одноклеточных водорослей ответные реакции на действие различных токсикантов, медь в концентрации более 0.1 мг/л вызывала токсикацию объекта независимо от его видовой специфики. В опытах на макрофитах присутствие меди в среде в концентрациях 0.05 и 0.5 мкг/л снижало фотосинтетическое выделение кислорода у водорослей (Крупина, 1987). Именно медь подавляла процессы размножения у ульвовых водорослей (Полищук, 1973). По-видимому, большее альтерирующее по сравнению с кадмием воздействие меди на подвижность спор ламинарии и клеток платимонаса обусловлено не только способностью меди к более быстрому проникновению в клетку, но и специфическим механизмом действия. По мнению исследователей, токсичность меди связана со свободным ионом (Sunda, Guilliard, 1976; Anderson, Morel, 1978) и его сродством к сульфидным группам белков, где медь рвет дисульфидные связи, замещает ионы ko-факторов ферментов и металлоферментов (Passow et al., 1961), уменьшает ферментативную активность и изменяет структуру белков (Goering et al., 1977). Под действием меди наблюдалось набухание органелл цитоплазмы, что, по-видимому, было связано с нарушением процесса осморегуляции (Silverberg, 1975).

Токсичность кадмия также неоднократно отмечалась многими альгологами, в том числе и при работе с морскими макрофитами (Золотухина, Гавриленко, 1990). Предполагается, что наиболее реальным механизмом токсического воздействия кадмия на фотосинтезирующие организмы является отрицательное влияние токсиканта на электронно-транспортную цепь и оксиредуктазу.

Различие в степени воздействия металлов на уровень подвижности спор ламинарии и клеток платимонаса в нашем эксперименте может быть связано со строением клеточной оболочки объектов исследования. Споры ламинарии при выходе из спорогенной ткани окружены только плазмалеммой, что облегчает проникновение токсиканта в клетку.

Изменение характера движения клеток, отмеченное нами в ходе опыта, а именно движение спор вокруг своей оси с последующей остановкой, возможно, связано с потерей двигательной активности одного из жгутиков (отвечающего за поступательное движение) и только через некоторое время (5—20 мин) — другого.

Образование конгломератов из спор, прекративших движение и осевших на субстрат, отмечалось ранее Е. Ю. Зубовой (1991) при исследовании влияния криопротекторов на жизнеспособность спор ламинарии. В экспериментах наблюдалось образование конгломератов при летальном воздействии химического искусственного протектора.

Таким образом, при исследовании влияния солей кадмия и меди на подвижность спор ламинарии сахаристой и клеток платимонаса нами показано следующее.

1. Медь в одинаковых с кадмием концентрациях и меньших обладает значительно бóльшим альтерирующим действием.

2. Кадмий в наименьшей из использованных концентраций (0.1 мкг/л) снижает подвижность клеток платимонаса и спор.

3. Споры ламинарии сахаристой более чувствительны к действию токсикантов, чем клетки платимонаса, что, по-видимому, объясняется наличием у них одной плазмалеммы и соответственно повышенной по сравнению с платимонасом возможностью проникновения токсикантов в клетку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурдин К. С., Камнев А. Н., Любимов М. В. Концентрирование некоторых металлов в слоевище бурой водоросли *Sargassum pallidum* (Turn) C. Ag. в зависимости от возраста // Науч. докл. Высшей школы биол. наук. 1987. № 4. С. 74—79. — *Золотухина Е. Ю., Гавриленко Е. Е., Бурдин К. С.* Влияние ионов цинка и меди на фотосинтез и дыхание морских макроводорослей // Физиол. раст. 1987. Т. 34. Вып. 2. С. 266—275. — *Золотухина Е. Ю., Гавриленко Е. Е.* Связывание меди, кадмия, железа, цинка и марганца в белках водных макрофитов // Физиол. раст. 1990. Т. 37. Вып. 4. С. 651—660. — *Зубова Е. Ю.* Влияние криопротекторов на жизнеспособность репродуктивной ткани ламинариевых водорослей. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1991. 7 с. — *Камнев А. Н.* Структура и функция бурых водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1989. 198 с. — *Крупина М. В.* Влияние повышенных доз металлов на продукцию морских макрофитов // Тр. 18 науч. конф. молодых ученых биол. факультета МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1987. Ч. 2. С. 130—134. — *Крупнова Т. Н.* Закономерности размножения ламинарии японской (*Laminaria japonica* Aresch.) — объекта марикультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 19 с. — *Макаров В. Н.* Поведение зооспор и ранние стадии развития *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. Белого и Баренцева морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 20 с. — *Макаров В. Н., Джус В. Е., Матишов Г. Г.* и др. Научно-практические аспекты культивирования ламинарии сахаристой в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1987. 34 с. — *Мур Дж., Рамамурти С.* Тяжелые металлы в природных водах. М.: Мир, 1987. 290 с. — *Полищук Р. А.* Реакция макрофитов обрастания на воздействие ионов тяжелых металлов // Биологические основы борьбы с обрастанием. Киев: Наукова думка, 1973. С. 155—193. — *Христофорова Н. К.* Биоиндикация загрязнения морских вод тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1985. 38 с. — *Anderson D. M., Morel F. M.* Copper sensitivity of *Gonyaulex*

tamarensis // Limn. Oceanog. 1978. Vol. 23. N 2. P. 283—295. — *Goering J. J., Boisseav D., Hattori A.* Effect of copper on silicic acid uptake by a marine phytoplankton population: controlled ecosystem pollution experiment // Bull. Mar. Sci. 1977. Vol. 27. N 1. P. 58—65. — *Hall A., Fielding A. H., Butler M.* Mechanisms of copper tolerance in the marina fouling mechanism // Mar. Biol. 1979. Vol. 54. N 3. P. 190—199. — *Kaneko T.* Sporogenesis in *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okomura // Sci. Rep. Hokk. Exper. Stat. 1972. Vol. 21. N 2. P. 45—49. — *Kremer B. P., Kirst G. O.* Biosynthesis of photosynthesis and taxonomy of algae // Zs. Naturforsch. 1982. Vol. 37. N 9. P. 761—771. — *Marckham J. W., Kremer B. P., Sperling C. P.* Effect of cadmium on *Laminaria saccharina* in culture // Mar. Ecol. progr. ser. 1980. Vol. 3. N 1. P. 31—39. — *Mazurek U., Naglik T., Wilczok A., Latocha M.* Effect of cadmium on photosynthetic pigments in synchronously growing *Chlorella* cells // Acta biochim. pol. 1990. Vol. 37. N 3. P. 391—394. — *Passow H. A., Rothstein T. W., Clarkson T. W.* The general pharmacology of the heavy metals // Pharmacol. Rev. 1961. Vol. 13. N 1. P. 185—224. — *Silverberg B. A.* Ultrastructural localization of lead in *Stigeoclonium tenue* (*Chlorophyceae, Ulotrichales*) as demonsrated by cytochemical and *X*-ray microanalysis // Phycologia. 1975. Vol. 14. N 2. P. 265—274. — *Sunda W., Guilliard R. R. L.* The relationship between cupric ion activity and toxicity of copper to phytoplancton // J. Mar. Res. 1976. Vol. 35. N 3. P. 511—529. — *Thomas W. H., Hollibaugh J. T., Seibert J.* Effects of heavy metals on the morphology of some marine phytoplancton // Phycologia. 1980. Vol. 19. N 3. P. 202—209. — *Yarish C., Shimshock N., Dueker M.* Patterns of trace metal accumulation in *Laminaria longicruris* de la Pyl. // J. Phycol. 1991. Suppl. Vol. 27. N 3. P. 426.

Мурманский морской биологический институт
КНЦ РАН
Дальние Зеленцы, Мурманская обл.
Институт экологии Польской АН
Варшава

Получено 5 I 1993

УДК 576.312.37 : 582.732

Е. А. Земскова

О КАРИОТИПЕ *PLATANUS KERRII* (*PLATANACEAE*)

E. A. ZEMSKOVA. ON THE CARYOTYPE *PLATANUS KERRII* (*PLATANACEAE*)

Впервые определено число хромосом 2n=42 и описан кариотип *Platanus kerrii*. В результате морфометрического анализа сделано предположение, что этот вид — гексаплоид. Проведено кариологическое сравнение *P. kerrii* с изученным видом *P. orientalis*. Выявлены кариотипические различия этих видов.

Род *Platanus* включает в себя около 10 видов и представляет несомненный интерес в эволюционном отношении.

Кариологически этот род исследован недостаточно. В литературе приведено одно хромосомное число 2n=42 для 5 видов: *P. mexicana* Moric., *P. occidentalis* L., *P. racemosa* Nutt., *P. wrightii* Wats. (Frank, Santamour, 1969), *P. orientalis* L. (Pizzolongo, 1958; Koul, Gohil, 1973; Тодуа, 1976). Кариотип изучен только у одного вида — *P. orientalis* (Тодуа, 1976); по результатам параметрического анализа хромосом автор делает вывод, что этот вид — гексаплоид с основным числом хромосом x=7. Помимо растений с числом хромосом 2n=42, им выявлены также экземпляры платана с набором хромосом 2n=35. Как предполагает автор, эти пентаплоидные формы образовались в результате скрещивания гексаплоидных и тетраплоидных растений.

Морфологические различия видов платанов не очень велики. Значительно отличается от остальных видов *P. kerrii* Gognep., растущий в Индокитае (Вьетнам, Лаос). Этот вид имеет ряд примитивных морфологических и анатомических признаков: нелопастные листья и многоголовчатые, содержащие до 12 головок соцветия; наряду с члениками сосудов, имеющими простую перфорацию, на-

блюдается большее, чем у других платанов, число члеников с лестничной перфорацией. Возможно, *P. kerrii* является самым древним из существующих видов платанов.

Целью настоящей работы было изучение кариотипа *P. kerrii*.

Материал и методика

Материал для исследования получен из коллекции оранжерей Ботанического сада Ботанического института РАН. Число хромосом определяли на давленых препаратах кончиков корней взрослого растения. Предварительную обработку проводили 0.02%-м раствором колхицина в течение 2 ч. Затем корни фиксировали ацетоалкоголем (3 : 1) и окрашивали по Фёльгену.

Результаты и их обсуждение

Нами определено число хромосом у *P. kerrii* 2n=42. По-видимому, это тоже гексаплоид. Длина хромосом в пределах набора 1.0—2.9 мкм. В кариотипе можно выделить 3 группы хромосом: 6 более длинных субметацентрических (2.5—2.9 мкм дл.) со значением центромерного индекса 33—40%; 18 средних субметацентрических (1.6—2.0 мкм) со значением центромерного индекса 31—38%; 18 мелких метацентрических (1.0—1.4 мкм) со значением центромерного индекса 40—50% (рис. 1, 2).



Рис. 1. Метафазная пластинка *Platanus kerrii*.
Масштабная линейка — 10 мкм.



Рис. 2. Идиограмма хромосомного набора *Platanus kerrii*.
Масштабная линейка — 5 мкм.

В работе Б. Т. Тодуа (1976) в хромосомном наборе *P. orientalis* идентифицировано 7 групп хромосом. Каждая представлена 6 гомологичными хромосомами. Из 7 групп только одна группа состоит из субметацентрических

хромосом, остальные группы — из метацентрических. Сравнивая кариотипы *P. kerrii* и *P. orientalis*, мы видим, что они различаются по степени асимметрии: у *P. kerrii* кариотип является более асимметричным.

Таким образом, макроморфологическое различие этих видов подтверждается кариологическими данными. Возможно, в дальнейшем более подробное исследование других видов платанов представит интерес для выяснения филогенетических взаимоотношений в этом роде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тодуа Б. Т. Кариологическое исследование платана восточного Абхазской АССР // ДАН СССР. 1976. Т. 231. Вып. 3. С. 727—728. — *Frank S., Santamour J. K.* New chromosome counts in *Ulmus* and *Platanus* // Rhodora. 1969. Vol. 71. N 787. P. 544—547. — *Koul A. K., Gohil R. N.* Cytotaxonomical conspectus of the flora of Kashmir. Chromosome numbers of some common plants // Phyton. 1973. Vol. 15. Fasc 1-2. P. 57—66. — *Pizzolongo T.* Ricerche cariotassonomiche su alcune. *Hamamelidales* // Ann. Bot. (Roma). 1958. Vol. 26. P. 1—18.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1992

УДК 581.145.1 : 582.886

Ю. А. Насимович

О ПОПУЛЯЦИЯХ *CHAMERION ANGUSTIFOLIUM* (*ONAGRACEAE*) С ПУРПУРОВЫМИ И БЕЛЫМИ ЦВЕТКАМИ

Yu. A. NASIMOVICH. THE POPULATIONS OF *CHAMERION ANGUSTIFOLIUM* (*ONAGRACEAE*) WITH PURPLE AND WHITE FLOWERS

Обследована ценопопуляция белоцветкового иван-чая; проведено сравнение белых с пурпуровыми цветками по ряду признаков. Сделан вывод о меньшей способности белоцветкового иван-чая к самовоспроизведению на популяционном уровне.

В 1981 г. около г. Валдая Новгородской обл. мне довелось наблюдать «пятно» альбиносного иван-чая *Chamerion angustifolium* (L.) Holub в окружении растений с пурпуровыми цветками. В 1990—1992 гг., опять попав на это место, я произвел измерения и подсчеты, позволившие сделать некоторые предположения относительно роли пигментов в генеративных органах этого растения. Материалы 1990 г. явились основой ранее депонированной статьи (Насимович, 1991а).

Материал и методика

Популяция белоцветкового иван-чая расположена близ развилки трассы Москва—С.-Петербург и дороги на г. Боровичи. Альбиносы окружены нормальными растениями и перемежаются с ними. По данным А. А. Тишкова, в начале 70-х годов нашего века альбиносных растений здесь было мало, но их число постепенно увеличивалось. С 1981 по 1990 г. популяция, по моей оценке, не изменилась. В 1990 г. имелось около 120 белоцветковых растений, в 1992 г. их число сократилось до 62.

На участке с белоцветковым иван-чаем проведены следующие работы. Во-первых, подсчитано число белоцветковых побегов. Во-вторых, сделано сравнение белоцветковых и пурпуровоцветковых растений: 1) по морфологическим признакам; 2) по количеству и соотношению цветков и плодов; 3) по температуре поверхности бутонов, цветков и плодов; с помощью термометра, аналогичного

разработанному В. Г. Кармановым (Радченко, 1966), измерена их температура на солнце и в моменты, когда солнце находилось за облаками; температура белоцветковых и нормальных растений измерялась одновременно у сходных по высоте и близко растущих экземпляров; произведено 326 измерений; 4) по размаху колебаний температуры тех же органов; регистрация температуры каждого из органов велась многократно (10—20 раз) примерно через каждые 10—15 с, если не резко менялись погодные условия; 5) по срокам цветения.

Результаты и их обсуждение

Белоцветковый иван-чай имеет следующие визуальные отличия от обычного: 1) цветки совершенно белые; 2) листья более светлые; 3) зрелые плоды со всех сторон беловато-зеленые, а не красные с освещенной стороны, как у обычных растений; 4) после естественного раскрытия коробочек семена с волосистым хохолком сразу сдуваются ветром, а не висят еще некоторое время на внутренней перегородке плода, как у обычного иван-чая. Таким образом, ген альбинизма в этом случае обладает плейотропным воздействием на многие признаки растения. Последний признак может иметь следующую связь с отсутствием пигмента. У обычного растения плоды с освещенной стороны ярко-красные; видимо, они нагреваются на солнце неравномерно с разных сторон, вследствие чего скручивающиеся высыхающие створки раскрываются раньше, чем у альбиносов, когда семена еще по какой-то причине могут удерживаться на внутренней перегородке плода. Плоды альбиносов высыхают и открываются позднее, когда семена уже плохо связаны с внутренней перегородкой плода (по-видимому, тоже успели высохнуть).

Число цветков и плодов у белоцветкового и пурпуровоцветкового иван-чая составило в среднем на побег 15.3 : 5.6 и 18.2 : 10.0 соответственно (то же в % от суммы цветков и плодов — 73 : 27 и 65 : 35). Сделаем выводы: 1) сумма цветков и плодов у белоцветковых побегов (20.9) оказалась ниже, чем у пурпуровоцветковых (28.2), почти на 1/3 (либо их вообще меньше, либо они позднее цветут; подсчитать все бутоны у иван-чая в принципе невозможно); 2) цветков у белоцветкового иван-чая в среднем меньше; 3) плодов у белоцветкового иван-чая в среднем меньше; 4) плоды белоцветкового иван-чая составляют меньшую долю от суммы цветков и плодов, что означает его более позднее зацветание. Последний вывод подтвержден непосредственно 20 VII 1991, когда наблюдалось цветение большинства побегов пурпуровоцветкового иван-чая, ни один белоцветковый побег еще не зацвел.

При безоблачном небе пигментированные органы в среднем оказались теплее аналогичных без пигмента на 0.5 ± 0.1 °С, при облачности — на 0.3 ± 0.1 °С (см. таблицу). Однако эти значения в конкретных случаях сильно варьируют, так как зависят и от многих других факторов.

Температура органов растения непрерывно меняется из-за порывов ветра, изменения облачности и т. п. И на солнце, и в тени температура окрашенных органов колеблется сильнее, чем температура органов, лишенных пигмента. При выходе солнца из-за облаков эти колебания становятся в 2—3 раза более резкими, чем в то время, когда оно за облаками. По-видимому, это происходит потому, что на солнце нагревание растения осуществляется быстрее, чем охлаждение в тени от облака.

Как правило, у альбиносов доминантный ген, контролирующий синтез пигмента, заменен на его рецессивную аллель (Халида аль Бассам, 1966; Mogford, 1978; Зыков, Клименко, 1981). Если рассмотренный случай не является исключением, то альбиносный иван-чай возник в результате такой точечной мутации гена окраски. Популяционная структура вида позволила мутантным растениям

Колебания температуры генеративных органов белоцветкового и пурпуровоцветкового иван-чая

Условия	Органы	Наличие пигмента	Изменения температуры, °С, за время между двумя измерениями (примерно 10—15 с)	
			среднее арифметическое значение и его средняя ошибка	среднее квадратическое отклонение
Солнце за облаками	Цветки	Нет	0.25±0.04	0.20
		Есть	0.23±0.06	0.31
	Плоды	Нет	0.18±0.05	0.20
		Есть	0.29±0.10	0.39
На солнце	Цветки	Нет	0.8±0.1	0.6
		Есть	1.0±0.2	0.7
	Плоды	Нет	0.6±0.1	0.45
		Есть	0.7±0.1	0.6

образовать многочисленную популяцию. Это доказывается самим фактом длительного существования популяции белоцветкового иван-чая.

Срок жизни каждой локальной популяции, как правило, ограничен, и в дальнейшем судьба мутантной формы должна определяться успехом или неуспехом ее в самовоспроизведении на популяционном уровне. Наличие альбиносов у иван-чая — это сравнительно редкое явление (Маевский, 1964 : 362). Поскольку в природе господствует пигментированная форма, можно полагать, что белоцветковые растения в меньшей степени, чем нормальные, способны к самовоспроизведению на популяционном уровне. Число цветков и плодов, а также их соотношения у двух форм свидетельствуют о том, что белоцветковый иван-чай в своем сезонном развитии значительно отстает от пурпуровоцветкового и, по-видимому, имеет меньше плодов и семян. Этой разницы может быть достаточно для постепенного вытеснения белоцветковой формы. По-видимому, наличие пигмента способствует несколько большему прогреву генеративных органов на солнце и ускоренному созреванию семян. Для такого светолюбивого растения, как иван-чай, это положение представляется естественным. Таким образом, случайно возникшая мутация белоцветковости оказывается в конечном итоге вредной, и ген белоцветковости исчезает в процессе естественного отбора на популяционном уровне.

Стоит обратить внимание еще на одно обстоятельство. При перепадах температуры среды у белоцветкового иван-чая температура самого растения меняется более плавно, чем у пигментированного (см. таблицу). Это связано с тем, что белые цветки и бледные плоды, нагреваясь на солнце меньше и медленнее окрашенных, так же медленнее их остывают в тени. Отсутствие пигмента, таким образом, уменьшает перепады температур растения (Насимович, 1988, 1991б; Насимович, Романова, 1990). В данном случае (в умеренных широтах летом на открытом месте) это не принесло успеха в самовоспроизведении мутантной формы. Однако можно представить себе ситуации, когда плавность температурных колебаний растения окажется выгодной и альбинизм станет нормой. В условиях крайне низкой освещенности может иметь значение способность менее пигментированных растений несколько лучше удерживать тепло, поступающее от подстилки в результате процессов конвекции (Насимович, 1988, 1991б; Насимович, Романова, 1990). Высокая доля белоцветковых растений в темнохвойной тайге (Пономарев, Верещагина, 1973) и в дубравах после установления затенения (Кожевников, 1929) может объясняться именно этим.

Выводы

Белоцветковый иван-чай характеризуется визуальным отсутствием пигмента во всех органах, более низкой температурой генеративных органов в дневное время, менее резкими колебаниями их температуры, отставанием в сезонном развитии, меньшим числом цветков и плодов. После раскрытия коробочек семена сразу же сдуваются ветром, а не задерживаются еще некоторое время на перегородке плода, как у нормального иван-чая. Белоцветковый иван-чай, по-видимому, менее способен к самовоспроизведению на популяционном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зыков К. И., Клименко З. К. Об изменении окраски цветков у индуцированных и естественных мутантов садовых роз // Бюл. Никитск. бот. сада. 1981. Вып. 3. С. 29—32. — *Кернер фон-Марилаун А.* Жизнь растений. СПб., 1899. Т. 1. 776 с.; Т. 2. 838 с. — *Кожевников А. В.* К фитосоциологической характеристике липовой части 38-го квартала Погонно-Лосиного Острова // Тр. по лесному опытному делу (Центр. лесная опытная станция). М., 1929. Вып. 6. С. 113—132. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Мамаев С. А., Семкина С. А.* Сезонная изменчивость окраски цветков растений лесной зоны равнин Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1968. Вып. 60. С. 92—98. — *Насимович Ю. А.* Биологическое значение окраски цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 82—92. — *Насимович Ю. А.* О сезонных изменениях окраски цветков флоры Московской области. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 9009-В88. 44 с. — *Насимович Ю. А.* К вопросу о микроэволюции окраски цветка на примере нормального и белоцветкового иван-чая. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991а. № 4382-В91. 9 с. — *Насимович Ю. А.* Окраска цветка в связи с влажностью, освещенностью и другими параметрами биотопов на примере подмосковной флоры. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991б. № 4379-В91. 40 с. — *Насимович Ю. А., Романова В. А.* К биологии редких видов *Corydalis* Medic. в Московской области. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 2127-В90. 30 с. — *Пономарев А. Н., Верещагина В. А.* Антэкологический очерк темнохвойного леса // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 196—207. — *Радченко С. И.* Температурные градиенты среды и растения. М.; Л.: Наука, 1966. 389 с. — *Тихомиров Б. А.* Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 104 с. — *Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Наука, 1963. 154 с. — *Халида аль Бассам.* Биохимические изменения, сопряженные с мутациями потери антоцианиновой окраски цветка у некоторых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 20 с. — *Шамурин В. Ф.* Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 8. С. 5—125. — *Mogford D. J.* Pollination and flower colour polymorphism, with special reference to *Cirsium palustre* // The pollination of flowers by insects. London, 1978. P. 191—199.

Всероссийский научно-исследовательский институт
охраны природы и заповедного дела
Москва

Получено 3 XII 1992

УДК 581.5(—924.71) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 9

В. Н. Голубев

ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАЦИИ РАСТЕНИЙ В РЕЛИКТОВЫХ СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

V. N. GOLUBEV. THE PECULIARITIES OF PLANT GROWTH IN RELICT MEDITERRANEAN COMMUNITIES OF THE SOUTH CRIMEA

По длительности и характеру вегетации растения дубово-можжевеловых лесов заповедника «Мыс Мартьян» (в 6 км к востоку от г. Ялты) распределены по группам собственно вечнозеленых, летне-зимнезеленых, зимнезеленых, летнезеленых. Среди зимнезеленых установлены подгруппы зимне-весенне-раннелетнезеленых и осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленых растений, в вегетации которых наблюдается некоторый перерыв. Выведена кривая вегетации реликтовой средиземноморской растительности с позднелетне-раннеосенним и зимним минимумами, средневесенним и средне-позднеосенним максимумами вегетирующих видов. Зимний минимум менее глубок по сравнению с позднелетне-раннеосенним. Выявлена лабильность ряда типов вегетации и перезимовки растений, позволяющая оценивать их генезис.

На Южном берегу Крыма развита реликтовая средиземноморская растительность, представленная ассоциациями Arbu'eto-Juniperetum ruscoso-achnatherosum, Junipereto-Quercetum ruscoso-achnatherosum и др. Своеобразными биологическими особенностями этой растительности являются зимняя вегетация, обусловленная влажной и теплой зимой, и даже зимнее цветение растений. Наиболее характерные фрагменты средиземноморской растительности сохранились и ныне взяты под охрану в заповеднике «Мыс Мартьян», расположенном рядом с Никитским ботаническим садом, в 6 км к востоку от г. Ялты.

Природные условия заповедника описаны достаточно подробно (Кочкин и др., 1976; Шеляг-Сосонко и др., 1985). Для исследованных нами сообществ характерны красновато-коричневые глинистые маломощные среднещебнистые и перегнойно-карбонатные суглинистые каменисто-щебнистые эродированные почвы. Для характеристики метеорежима приводим климадиаграммы за 1979—1986 гг. (Голубев, 1989) по данным метеостанции «Никитский сад», которая находится на высоте 208 м над ур. м. в непосредственной близости от заповедника «Мыс Мартьян», на том же юго-юго-восточном склоне Никитского хр., где расположена исследуемая растительность, а также климадиаграммы за 1987—1991 гг. (рис. 1). Анализ климадиаграмм за 1979—1991 гг. свидетельствует о наличии ежегодных заметных колебаний количества тепла и влаги по сезонам; неодинакова выраженность засушливого периода. Наименее влажными были 1991 и 1982 г., когда выпало осадков 433 и 457 мм. Наибольшее количество осадков наблюдалось в 1987 г. — 856 мм. Среднемесячные температуры, как правило, положительные, и только в феврале 1985 г. температура понизилась до —1 °С.

Эколого-биологические особенности растений реликтовых сообществ заповедника «Мыс Мартьян», в том числе их вегетация, изучались ранее (Голубев, 1971, 1976; Голубева, 1980).

В настоящей статье обобщаются результаты проводимого нами в течение ряда лет исследования, в которое входят анализ вегетации всех видов, составляющих ведущие ассоциации, расчет кривой вегетации сообществ, обсуждение вегетации конкретных видов в ее варьировании в разные годы и в различных местообитаниях. Как зимней, так и летней вегетации присущи особенности, характеризующие реликтовую средиземноморскую растительность Крыма с новой стороны и способствующие более глубокому выявлению ее эколого-биологической специфики, связанной с засушливым периодом, обычно проявляющимся уже в июне, длящимся до сентября—октября включительно и достигающим наибольшего напряжения в августе—сентябре. Варьирование по годам режима осадков и увлажнения в теплый период года вызывает существенные флуктуации в сроках начала и окончания вегетации отдельных видов, в изменении активной листовой

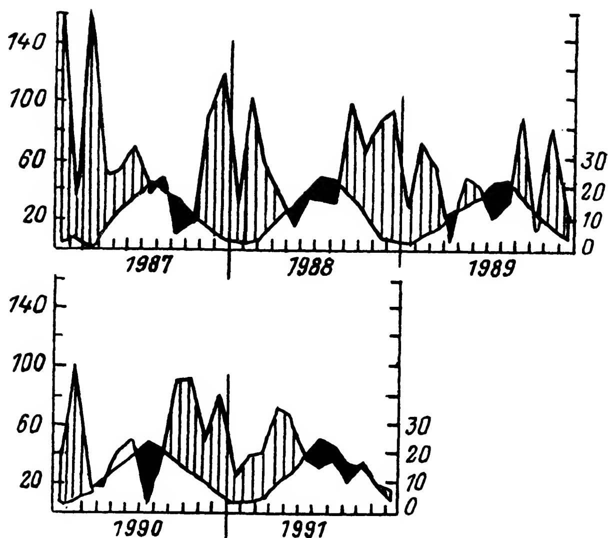


Рис. 1. Климадиаграммы за 1987—1991 гг. по данным метеостанции «Никитский сад».

По оси абсцисс — годы наблюдений и месяцы; по осям ординат: слева — количество осадков, мм; справа — среднемесячные температуры, °С. Среднегодовые температуры, °С: 1987 — 10.9; 1988 — 12.1; 1989 — 12.6; 1990 — 12.7; 1991 — 12.4. Годовое количество осадков, мм: 1987 — 856; 1988 — 671; 1989 — 525; 1990 — 608; 1991 — 433.

поверхности вплоть до самого минимального уровня или полного отмирания листьев у тех видов, которые обычно вегетируют круглый год.

Ставя перед собой цель построения кривой вегетации средиземноморской растительности, мы в первой части этой работы разделили ее видовой состав на ряд эколого-биологических типов,[1] что позволило вскрыть характер и специфику вегетации. В связи с этим мы выделили следующие типы: собственно вечнозеленые, летне-зимнезеленые, летнезеленые с сокращенной и длительной вегетацией и летне-зимнезеленые с функционированием зеленой поверхности менее 1 года, причем отсутствие зеленых органов приходится на разные сезоны года. Последнюю группу растений обычно относят к зимнезеленым. Более дробные подразделения внутри этих типов устанавливаются по принадлежности к основной биоморфе и по более точным временны́м показателям вегетации.

Первые 2 группы среди перечисленных далее определяют стабильную составляющую кривой вегетации растительности в течение года. К собственно вечнозеленым в изученной реликтовой растительности относятся хвойные деревья и кустарники (*Pinus pallasiana*,[2] *Juniperus excelsa*, *J. oxycedrus*), аборигенные лиственные деревья, кустарники и кустарнички (*Arbutus andrachne, Cistus tauricus, Arceuthobium oxycedri, Coronilla emeroides**,[3] *Fumana arabica, F. procumbens**, *Jasminum fruticans**, *Ruscus ponticus*), древесные лианы (*Hedera taurica*), адвентивные (из стран Средиземноморья) древесно-кустарниковые виды, натурализовавшиеся в естественной растительности (*Bupleurum fruticosum*, *Buxus sempervirens*, *Mahonia aquifolium*, *Quercus ilex*, *Rhamnus alaternus*),

---

[1] Понятие «эколого-биологический тип» соответствует понятию «феноритмотип» (Шульц, 1981; Работнов, 1983; и др.).

[2] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

[3] Звездочкой отмечены стеблеассимилянты. У *Coronilla emeroides*, помимо зеленых молодых стеблей, зимует и часть листьев позднелетне-осенней генерации, вегетирующих, однако, менее 1 года. У *Jasminum fruticans* под зиму уходят лишь отдельные листья, принадлежность к собственно вечнозеленым (длительность жизни ассимилирующих органов 1 год и более) обусловлена исключительно стеблеассимиляцией.

поликарпические травы (*Carex cuspidata, C. flacca, C. hallerana, Euphorbia rigida, Viola alba, V. sieheana*), травянистые папоротники (*Asplenium ruta-muraria, Ceterach officinarum*).

Своего рода переходную группу, примыкающую к собственно вечнозеленым, составляют растения, сохраняющие зеленые органы в течение всего весенне-летне-осеннего периода и уходящие под зиму в зеленом состоянии (*Ligustrum vulgare, Clematis flammula, Doricnium intermedium, Lithospermum purpureo-coeruleum, Teucrium chamaedrys*). В холодные зимы зеленые побеги и листья весенней генерации отмирают, и эти растения следует, очевидно, относить к группе летне-зимнезеленых. В теплые зимы они благополучно перезимовывают, и по типу вегетации их можно оценивать как собственно вечнозеленые.

Весьма обширна группа летне-зимнезеленых растений, круглый год несущих ассимилирующую поверхность за счет смены двух (очень редко трех) генераций листьев — весенне-раннелетней и позднелетне-осенней (Серебряков, 1964); листья последней уходят в зимовку и продолжают ассимиляцию в разные сроки весенне-раннелетнего периода (иногда дольше). К этой группе принадлежат полукустарники и полукустарнички (*Doricnium intermedium, Helianthemum canum, H. grandiflorum, Salvia tomentosa, Senecio bicolor, Teucrium chamaedrys, Thymus callieri, T. hirsutus*), поликарпические травы (*Acachmena cuspidata, Achnatherum bromoides, Andrachne telephioides, Anthemis subtinctoria, Allium rupestre, Arabis caucasica, Asperula stevenii, Brachypodium rupestre, Centaurea sterilis, Cephalaria coriacea, Clinopodium vulgare, Convolvulus cantabrica, Coronilla varia, Cruciata taurica, Dactylis glomerata, Dianthus marschallii, Elytrigia nodosa, Festuca valesiaca, Fibigia clypeata, Galium biebersteinii, G. mollugo, Hieracium bauhiniflorum, H. glaucescens, Hypericum veronense, Inula incyza, Leontodon asperus, Linum tenuifolium, Medicago falcata, Melica taurica, Ononis pusilla, Origanum vulgare, Pimpinella lithophila, Piptatherum holciforme, Plantago lanceolata, Poa angustifolia, P. sterilis, Polygala major, Psoralea bituminosa, Salvia sibthorpii, Scutellaria albida, Teucrium polium, Veronica multifida*), дву- и многолетние монокарпики (*Arabis hirsuta, A. turrita, Hesperis steveniana, Jurinea sordida, Sedum hispanicum, Seseli dichotomum*).

Наиболее стабильна в течение всего года и в период засухи (июль—сентябрь—октябрь) листовая поверхность собственно вечнозеленых видов. В этом отношении летне-зимнезеленые растения весьма неоднородны. Среди них наблюдаются виды, у которых в засуху до минимума сокращается листовая поверхность. Если принять максимальную зеленую поверхность за 1, то можно установить, что в августе—сентябре, а также при отсутствии осадков в октябре листовая поверхность сокращается у многих летне-зимнезеленых до 0.5—0.1 и даже до 0.05. Здесь требуется сделать специальные количественные измерения ассимилирующей поверхности в ее динамике на протяжении круглого года, особо выделяя засушливый сезон. Пользуясь визуальными оценками, мы констатируем значительное отмирание листьев, вегетативных побегов и особей в августе—октябре у *Allium rupestre, Anthemis subtinctoria, Arabis caucasica, A. hirsuta, Centaurea sterilis, Cistus tauricus, Convolvulus cantabrica, Dactylis glomerata, Fibigia clypeata, Fumana arabica, Jurinea sordida, Leontodon asperus, Ononis pusilla, Plantago lanceolata, Poa angustifolia, P. sterilis, Psoralea bituminosa, Reseda lutea, Scariola viminea* и др. Отнесенные к летне-зимнезеленым монокарпики характеризуются полным отмиранием генеративных особей: в июле — у *Arabis hirsuta, A. turrita, Hesperis steveniana, Jurinea sordida, Sedum hispanicum*,[4] в августе — у *Pimpinella taurica*, в конце октября — у *Seseli dichotomum*. Сохраняют листовую поверхность лишь вегетативные особи, живущие до 1 года или нескольких лет.

---

[4] *Sedum hispanicum* является типичным дву- и многолетним монокарпиком, и отнесение его к озимым однолетникам ошибочно. Всходы и ювенильные особи появляются весной и осенью, но развивающиеся из них растения никогда не зацветают этим или следующим летом соответственно.

При этом и она резко сокращается в период засухи. У летне-зимнезеленых поликарпических трав в разные сроки вегетационного периода полностью отмирают генеративные побеги. Наиболее раннее их засыхание отмечено у *Poa angustifolia* (май), *Acachmena cuspidata, Arabis caucasica, Cruciata taurica, Dactylis glomerata, Festuca valesiaca, Leontodon asperus* и др. (июль). К концу июля отмирают полностью листья на генеративных побегах у *Allium rupestre*, но стебли остаются зелеными (стеблеассимиляция). В августе отмирают генеративные побеги у *Piptatherum holciforme, Plantago lanceolata* и др.

Рассмотрим следующую группу летнезеленых растений, зимующих с почками, без зеленых надземных органов. Отрастание ассимилирующих органов происходит в разные сроки весеннего периода, а отмирание — начиная с июля и кончая последним осенним месяцем — ноябрем. По основной биоморфе различаются древесно-кустарниковые виды, включая древесные лианы (*Acer campestre, Berberis vulgaris, Carpinus orientalis, Celtis glabrata, Cerasus mahaleb, Cercis siliquastrum, Clematis vitalba, Colutea cilicica, Cornus mas, Cotinus coggygria, Fraxinus ornus, F. oxycarpa, Malus praecox, Paliurus spina-christi, Pistacia mutica, Quercus pubescens, Rhus coriaria, Rosa canina, Sorbus domestica, S. torminalis, Vitis sylvestris*) и поликарпические травы (*Agrimonia eupatoria, Altaea cannabina, Asparagus tenuifolius, A. verticillatus, Botriochloa ischaemum, Centaurea salonitana, Cirsium laniflorum, Coronilla varia, Dicthamnus gymnostylis, Echinops banaticus, Epipactis helleborine, Eryngium campestre, Hypericum veronense, Inula aspera, I. ensifolia, I. germanica, Laser trilobum, Limodorum abortivum, Paeonia daurica, Psoralea bituminosa, Thalictrum minus*).

В июле отмирают *Colchicum umbrosum*, *Epipactis helleborine, Laser trilobum, Limodorum abortivum*, в августе — *Dianthus marschallii, Medicago falcata, Eryngium campestre, Hypericum veronense, Psoralea bituminosa, Reseda lutea, Thalictrum minus, Vicia dalmatica.* Это летнезеленые растения с сокращенной вегетацией. Их даже можно назвать эфемероидами (геоэфемероидами). Отмирание большей части других летнезеленых трав приходится на октябрь—ноябрь, реже — на сентябрь (*Botriochloa ischaemum*).

Весьма характерно распределение по декадам октября отмирания надземных частей у видов *Inula*: в 1-ю декаду — у *I. germanica*, во 2-ю — у *I. aspera*, в 3-ю — у *I. ensifolia.* Впрочем, у последнего вида отдельные особи сохраняются зелеными до конца ноября. Значительные вариации усыхания надземных побегов зарегистрированы у *Dicthamnus gymnostylis.* В пушистодубово-грабинниково-иглицевой ассоциации на III приморской террасе (около 100 м над ур. м.) до 1/4 отмерших особей зарегистрировано в 3-й декаде июня. В пушистодубово-можжевелово-чиевой ассоциации по южному береговому склону в конце июля отмечаются лишь единичные отмершие особи, их становится больше в августе—сентябре, но абсолютное окончание вегетации можно наблюдать лишь во 2-й и 3-й декадах ноября.

Среди древесно-кустарниковых летнезеленых видов раньше всего листопад начинается у *Pistacia mutica, Fraxinus oxycarpa, Carpinus orientalis, Paliurus spina-christi, Cotinus coggygria.* Отдельные растения сбрасывают листья уже в 3-й декаде сентября, хотя листопад основной массы особей популяций приходится на 1-ю и 2-ю декады октября. Все же некоторые экземпляры перечисленных видов удерживают зеленые листья до конца ноября. У *Quercus pubescens, Cercis siliquastrum, Clematis vitalba, Fraxinus ornus* отдельные особи сохраняют ту или иную часть листвы даже в первой половине декабря. Значительный разброс в сроках окончания вегетации свойствен и всем другим летнезеленым видам. В данном регионе биологические процессы листопада и отмирания надземных побегов распределяются в течение всех месяцев астрономической осени — с сентября по ноябрь. Эта полнота биологической выраженности осеннего периода (как весеннего и остальных) составляет характерную черту сезонного развития растений данного средиземноморского типа растительности.

Ярко выступающие вариации окончания вегетации особей в популяциях летнезеленых видов определяются спецификой эколого-фитоценотических условий произрастания, особенностями метеорологического режима разных лет, наследственной гетерогенностью особей. При этом корректирующим фактором служат господствующие эколого-фитоценотические условия Южного берега Крыма.

Остальная масса видов, помимо рассмотренных, может быть отнесена к группе зимнезеленых, вегетирующих, кроме земнего, и в теплый сезон, но имеющих больший или меньший перерыв вегетации, приходящийся либо на часть зимнего периода, либо на тот или иной отрезок весеннего, летнего и осеннего периодов. Словом, это растения, несущие зеленую поверхность зимой (целиком или какую-то ее часть) и вегетирующие неполный весенне-летне-осенний сезон. Название «зимнезеленые» растения слишком общее, не передающее содержание конкретных типологических подразделений внутри этой группы. Не увлекаясь слишком большой детализацией разделения ее на биоморфологические категории, можно выделить среди зимнезеленых 2 большие подгруппы — зимне-весенне-раннелетнезеленые и осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленые. Тесная зависимость сроков начала и конца вегетации у этих растений от погодных условий данного года, от режима тепла и влаги обусловливает значительные осцилляции продолжительности и характера вегетации, так что иногда растения не вполне укладываются в намеченные данной классификацией временны́е рамки. Рассмотрим подробнее названные группы зимнезеленых растений.

Зимне-весенне-раннелетние растения, как видно из самого названия, вегетируют в течение части или всего зимнего периода (декабрь, январь и февраль месяцы), весны и начала лета. В отдельные годы наблюдаются смещения начала вегетации на ноябрь, флуктуации в течение зимы, а также запаздывание окончания вегетации — до начала—середины июля (иногда позднее). Все эти отклонения, однако, не противоречат основному содержанию данного типа вегетации, и, понимая некоторую его условность, мы сохраняем его в качестве самостоятельного классификационного подразделения. Внутри данной группы хорошо обособляется категория зимне-весенних растений: *Arum elongatum*, *Crocus angustifolius, Ficaria calthifolia, Galanthus plicatus, Gagea callieri.* Эти виды начинают вегетировать с декабря или в январе—феврале и отмирают в разные сроки средне-поздневесеннего периода, иногда сохраняя зеленую поверхность в течение июня. В других условиях в вышерасположенных поясах гор у названных видов существенно изменяются сроки начала и конца вегетации, эти виды имеют там другой тип вегетации. Точно так же разные эколого-ценотические условия в пределах пояса можжевеловых лесов Южного берега Крыма, ограниченного высотой 200 м над ур. м., заметно влияют на сроки вегетации, например, у *Arum elongatum*, *Galanthus plicatus* и др. Следующая категория совпадает с общим названием группы — зимне-весенне-раннелетние растения, вегетация которых продолжается с декабря либо января—февраля по июнь или даже захватывает часть июля: *Anacamptis pyramidalis, Orchis purpurea, O. simia, Ornithogalum fimbriatum, O. ponticum, O. woronowii, Orobus digitatus, Ranunculus neapolitanus, Steptorhamphus tuberosus.*

К группе осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленых растений относятся *Allium sphaerocephalum, A. firmotunicatum, A. paniculatum, A. pulchellum, A. rotundum, A. rupestre, Anthriscus sylvestris, Asphodeline lutea, Bellis sylvestris, Coronilla varia, Dianthus marschallii, Hordeum bulbosum, Hypericum veronense, Lapsana intermedia, Medicago falcata, Melandrium album, Ophrys oestrifera, Orobus laxiflorus, Pimpinella taurica, Poa bulbosa, P. sylvicola, Potentilla sulphurea, Psoralea bituminosa, Reseda lutea, Rumex euxinus, Scilla autumnalis, Taraxacum erythrospermum, T. hybernum, T. officinale.* Внутри нее также выделяются виды, более рано завершающие вегетацию, например: в мае — *Ophrys oestrifera, Poa bulbosa, Scilla autumnalis, Taraxacum hybernum*, в июне — *Allium firmotunicatum,*

Asphodeline lutea, Rumex euxinus, позднее, в июле, — *Allium sphaerocephalum, A. paniculatum, A. rotundum, A. rupestre, Hordeum bulbosum, Melandrium album, Taraxacum erythrospermum, T. officinale,* а некоторые в разные сроки августа — *Lapsana intermedia, Dianthus marschallii, Potentilla sulphurea, Psoralea bituminosa.* Весьма варьирует по времени и начало вегетации перечисленных видов.

Стоит, однако, выделить еще одну специфическую группу растений с флуктуирующим типом вегетации, периодически совпадающим с типами осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленых, зимне-весенне-летнезеленых, летне-зимнезеленых, летнезеленых растений. Указанный диапазон вариации характера вегетации у разных особей популяции наблюдается либо в любой конкретный год, либо в различные по метеорологическим параметрам годы. Из этих видов назовем *Coronilla varia, Dianthus marschallii, Hypericum veronense, Medicago falcata, Orobus laxiflorus, Psoralea bituminosa, Reseda lutea, Thalictrum minus.* В теплую и влажную осень у них в основании надземных побегов, засыхающих обычно в конце июля—августе, отрастают зачаточные озимые побеги с зелеными листьями в октябре—ноябре, которые зимуют, а на следующий год дают новые надземные побеги. Период покоя у них длится до 2—2.5 мес. Подобный цикл развития позволяет их относить к группе осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленых растений. В засушливую и прохладную осень, сменяющуюся влажной теплой зимой, зачаточные побеги возобновления с зелеными листьями формируются у них в разные сроки зимнего периода. По этому типу развития данные растения можно квалифицировать как зимне-весенне-летнезеленые. Период покоя увеличивается до 4 мес. Но если после указанной осени наступает холодная зима, то рассматриваемые растения развиваются по типу летнезеленых: их надземные побеги образуются весной (в марте) в базальных частях прошлогодних, зимой они лишены ассимилирующих органов. Наконец, в годы с особо благоприятным режимом тепла и влаги летом и осенью растения развиваются по типу летне-зимнезеленых: вегетативные и генеративные побеги функционируют вплоть до осени, а зачаточные побеги возобновления в их основании формируются еще до отмирания первых; перерыва вегетации нет. С учетом отмеченных вариаций длительности и распределения по сезонам вегетации растений из категории зимнезеленых одни и те же названные виды зачислены в разные классификационные группы (см. выше).

Эколого-фитоценотические и разногодичные флуктуации характера вегетации конкретных видов позволяют сделать вывод о взаимных переходах установленных типов вегетации, дающих возможность интерпретировать их в эволюционном плане с точки зрения генезиса. Вместе с тем выявляется экологическая обусловленность установленных типов вегетации (и перезимовки). Этим вопросам мы намерены посвятить специальное исследование.

Регулярная разногодичная осцилляция метеорологических параметров летне-осенне-зимнего периода на Южном берегу Крыма (рис. 1) способствовала выработке лабильного типа вегетации (и перезимовки), адекватно реагирующего на те или иные условия тепла и влажности в данный период. В этом проявляется высокая приспособленность осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленых растений к разногодичным колебаниям климатического режима, свойственным Южному берегу Крыма.

К последней группе растений относится вся совокупность озимых однолетников, по преимуществу эфемеров. Начало вегетации у них связано с прорастанием семян и развитием всходов и ювенильных растений, приходящимся на август—ноябрь. Разногодичные колебания сроков начала вегетации определяются динамикой выпадения осадков в позднелетне-осенний период. Обильные дожди стимулируют появление всходов. В октябре—ноябре их вероятность повышается, и отсчет вегетации, как правило, приходится вести именно с середины октября—ноября. Выпадение осадков в конце августа—начале сентября также вызывает появление всходов, но если затем устанавливается сухая погода без

осадков, то первая серия этих растений может полностью отмереть, а в зимовку уйдут более поздно развившиеся растения. Все же одна группа эфемеров способна чутко реагировать на ранние осадки (в августе—сентябре) прорастанием семян (*Alyssum parviflorum, Bromus mollis, Cerastium tauricum, Minuartia hybrida* и др.), тогда как в другой группе они прорастают лишь в конце осени — в ноябре и даже зимой — в декабре—январе (*Crucianella angustifolia, C. catellata, Crupina vulgaris*).

Большой разброс наблюдается в сроках окончания вегетации однолетников. В апреле завершают ассимиляцию *Alyssum parviflorum, A. umbellatum, Arabis auriculata, Cardamine hirsuta, Clypeola jonthlaspi, Erophla praecox, Holosteum umbellatum, Hornungia petraea, Saxifraga tridactylites*; в мае отмирают *Androsace maxima, Anisantha madritensis, A. sterilis, A. tectorum, Anthriscus caucalis, Arenaria serpyllifolia, Asterolinon linum-stellatum, Buglossoides arvensis, Cerastium balearicum, C. tauricum, Echinaria capitata, Galium aparine, G. verticillatum, Geranium purpureum, Lamium amplexicaule, L. purpureum, Legousia hybrida, Lolium loliaceum, Minuartia hybrida, Myosotis incrassata, M. ramosissima, Papaver dubium, P. hybridum, Rhagadiolus stellatus, Scandix pecten-veneris, Senecio vulgaris, Sherardia arvensis, Stellaria media, Thlaspi perfoliatum, Valerianella coronata, V. turgida, Veronica arvensis, V. hederifolia, V. persica, Vicia lathyroides, Vulpia ciliata*; в июне отмирают *Aegilops cylindrica, A. triuncialis, Astragalus sinaicus, Avena trichophylla, Bromus japonicus, B. mollis, Coronilla cretica, C. scorpyoides, Cynosurus echinatus, Fumaria kralikii, Geranium rotundifolium, Hippocrepis unisiliquosa, Lathyrus cicera, L. nissolia, L. sphaericus, Lens nigricans, Linaria simplex, Medicago minima, M. orbicularis, Melilotus naepolitanus, M. tauricus, Orlaya daucoides, Picris pauciflora, Scleropoa rigida, Securigera securidaca, Sedum rubens, Trachynia distachya, Trifolium campestre, T. scabrum, Trigonella gladiata, T. monspeliaca, Vicia bithynica, V. cordata, V. dasycarpa*; в июле отмирают *Acinos eglandulosus, Bombycilaena erecta, Celsia orientalis, Crucianella angustifolia, C. catellata, Crupina vulgaris, Euphorbia graeca, Lappula barbata, Lathyrus aphaca, Lens ervoides, Linum corymbulosum, L. luteolum, Torilis heterophylla, Trifolium angustifolium, Xeranthemum cylindraceum*; в августе отмирает *Sideritis montana*, в октябре — *Bufonia parviflora*, в ноябре — *Bupleurum asperuloides*. При более благоприятном весенне-раннелетнем увлажнении некоторые из названных видов вегетируют дольше, и их следует относить к следующей в ряду группе; все названия таких видов набраны вразрядку.

Приведенный фактический материал по видовому составу средиземноморской растительности Южного берега Крыма (в заповеднике «Мыс Мартьян»), по срокам начала и окончания функционирования надземных зеленых органов каждого компонента позволяет рассчитать динамику вегетации видов в течение всего года и представить ее в форме кривой вегетации. Отмеченная выше значительная экоценотическая и разногодичная вариабельность в возобновлении вегетации особей видов, листопаде летнезеленых древесно-кустарниковых растений и отмирании надземных органов поли- и монокарпических трав вызывает известные затруднения в подготовке первичных данных для кривой вегетации. Мы пошли по пути фиксации наиболее типичных, в какой-то степени усредненных по тренду вариаций сроков начала и конца вегетации растений. В этом отношении несколько уменьшились названные затруднения в связи с принятием в данной работе довольно продолжительного элементарного временнóго интервала, а именно месяца астрономического года, что в значительной мере «погасило» разногодичные и экотопно-ценотические колебания сроков. Однако большая величина элементарного временнóго интервала в свою очередь вносит неизбежные искажения в ход кривой вегетации синтаксона. Принимая во внимание указанные обстоятельства, перейдем к анализу кривой вегетации средиземноморской растительности заповедника «Мыс Мартьян» Южного берега Крыма (рис. 2).

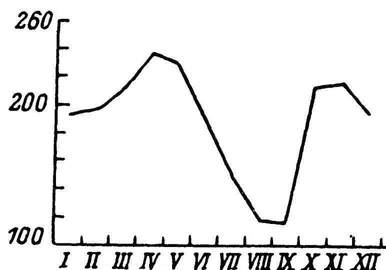


Рис. 2. Кривая вегетации средиземноморской растительности Южного берега Крыма в пределах заповедника «Мыс Мартьян» (месячные суммы видов).

По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — число видов.

Наибольшее число вегетирующих видов приходится на апрель и май с максимумом в апреле, наименьшее — на август и сентябрь, но и в июле уже наблюдается большое сокращение количества вегетирующих видов. Зимний минимум вегетации не столь глубок, как позднелетне-раннеосенний, разница составляет 74—78 видов. В целом на кривой вегетации отражаются два подъема числа вегетирующих видов — весенний и средне-позднеосенний: первый обусловлен вступлением в вегетацию летнезеленых видов, второй — озимых однолетников-эфемеров. Вполне очевидно, что интегральная кривая вегетации компонентов обусловлена балансом начинающих вегетировать, вегетирующих и заканчивающих вегетацию видов по месяцам года (выступающих как месячные суммы видов; см. Голубев, 1969, 1981). Как отмечено ранее, в динамике вегетирующих видов существенную роль играют круглогодично вегетирующие (собственно вечнозеленые и летне-зимнезеленые), их насчитывается 75 видов.

В кривой вегетации средиземноморской растительности четко сфокусированы закономерности динамики тепла и влаги в регионе: характерность теплой и влажной зимы, не препятствующей вегетации (Голубев, 1971), благоприятной весны, засушливого позднелетне-раннеосеннего периода, в иные годы охватывающего отчасти июль и октябрь.

Таким образом, вегетация растений является динамичным показателем, чутко реагирующим на разногодичные флуктуации метеорологического режима и парциальные экологические условия синтаксонов. Установлено соответствие дифференциации сезонного развития средиземноморской растительности астрономическим подразделениям года на весенний, летний, осенний и зимний периоды.

Весенний период характеризуется быстрым увеличением числа вегетирующих видов за счет летнезеленых растений вплоть до максимума в апреле. В течение летнего периода происходит прогрессивное уменьшение числа ассимилирующих видов до своего минимума в результате завершения вегетации ряда эфемеров, летнезеленых и зимне-весенне-раннелетнезеленых. На первый месяц осени приходится абсолютный минимум вегетирующих видов. Затем наблюдается резкий подъем их числа вследствие отрастания озимых однолетников и некоторых поликарпических зимнезеленых трав. Зимний период отличается значительной стабильностью числа видов с зеленой ассимилирующей поверхностью при едва заметной тенденции к их возрастанию с декабря по февраль за счет начала вегетации зимне-весенне-раннелетнезеленых растений.

Особую черту вегетации данному средиземноморскому типу растительности придают многочисленные и разнообразные по биоморфологии эфемероиды (и эфемеры), в ассимиляции которых существует больший или меньший перерыв, обычно совпадающий с наиболее засушливым периодом, а у некоторых из них охватывающий и смежные с сухим и жарким сезоном (август—сентябрь) декады и месяцы теплого времени года.

Минимум числа вегетирующих видов сопровождается значительным сокращением ассимилирующей поверхности у многих видов, которые относятся к вегетирующим в это время, так что реальный вегетационный пессимум в изученном типе растительности глубже, чем обнаруживается методом фиксации

месячных (или подекадных) сумм вегетирующих видов. У ряда растений, сохраняющих зеленую листовую поверхность в период вегетационного пессимума, наблюдается потеря тургора листьев, при которой процессы ассимиляции падают почти до нуля. Это еще более углубляет вегетационный пессимум средиземноморского типа растительности Южного берега Крыма.

Установлены взаимные переходы ряда летнезеленых, летне-зимнезеленых, осенне-зимне-весенне-среднелетнезеленых, зимне-весенне-раннелетнезеленых и даже собственно вечнозеленых растений, обусловленные нестабильностью экологического режима осенне-зимнего периода. Эти переходы позволяют пролить свет на вероятные механизмы эволюционного становления определенных типов вегетации (и зимовки), пути их генезиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. К методике составления кривых цветения растительных сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 90—97. — *Голубев В. Н.* О росте вегетативных побегов злаков и осоки в условиях Южного берега Крыма // Экология. 1971. № 4. С. 85—87. — *Голубев В. Н.* Особенности роста вегетативных побегов растений дубово-можжевелового леса заповедника «Мыс Мартьян» // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1976. Т. 70. С. 63—71. — *Голубев В. Н.* Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор. Ялта, 1981. 29 с. — *Голубев В. Н.* К изучению эколого-биологической структуры растительных сообществ (на примере дубово-можжевеловых лесов Южного берега Крыма) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1140—1152. — *Голубева И. В.* Ритм сезонного развития компонентов можжевеловой формации заповедника «Мыс Мартьян» в связи с эколого-биологическим изучением сообществ // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1980. Т. 81. С. 21—35. — *Кочкин М. А., Казимирова Р. Н., Молчанов Е. Ф.* Почвы заповедника «Мыс Мартьян» // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1976. Т. 70. С. 26—44. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 294 с. — *Серебряков И. Г.* Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 5. С. 62—76. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П., Молчанов Е. Ф.* Государственный заповедник «Мыс Мартьян». Киев: Наукова думка, 1985. 256 с. — *Шульц Г. Э.* Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 10 I 1993

УДК 581.524 : 632.837.2

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 9

В. П. Лебедев

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В ЭКОТОПИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВКАХ

V. P. LEBEDEV. THE STRUCTURE OF POPULATIONS OF SOME VEGETATIVELY MOBILE WEEDS IN ECOTOPICALLY CONDITIONED VEGETATION GROUPINGS

Изучены надземная и подземная популяционная структура и самоподдержание длиннокорневищных и корнеотпрысковых сорных растений в долинах рек. Выделены 2 типа фитоценотических счетных единиц — надземный и подземный. Для обозначения совокупности особей одного вида в пределах экотопически обусловленной растительной группировки предложен термин «экотопическая популяция». Установлено, что самоподдержание популяций осуществляется вегетативным путем под действием факторов экотопа. Долины рек можно рассматривать как наиболее вероятное первичное местообитание ряда многолетних полевых сорняков.

Ставя перед собой задачу познания растительного покрова, следует исходить из представления о растительном покрове как о сложной иерархии материальных

систем разной степени целостности, которые могут быть определены общим термином «растительная группировка», предложенным В. И. Василевичем (1983). Одни растительные группировки могут быть обусловлены взаимодействием растений (ценогруппировки), другие — факторами внешней среды (экотопические группировки) (Ипатов, Кирикова, 1986). По степени целостности растительные группировки образуют многочисленные континуальные ряды. Условными границами в таких рядах между экотопическими группировками (агрегациями) и ценогруппировками (фитоценозами) можно считать линию смыкания фитогенных полей особей, составляющих растительную группировку (Норин, 1987а, б). Все особи данного вида в пределах ценоза независимо от их фенотического состояния, экотопических и генетических особенностей образуют ценотическую популяцию вида (Петровский, 1961). Совокупность особей одного вида в пределах экотопически обусловленной группировки соответственно можно назвать экотопической популяцией (ЭП). Организация ценотических популяций вида определяется сложным сочетанием экотопической обусловленности ценотических отношений и экзогенных воздействий био-, антропогенного или иного характера: организация ЭП определяется условиями экотопа.

Цель настоящей работы — изучение популяционной структуры вегетативно подвижных сорных трав в экотопически обусловленных растительных группировках. Основные задачи исследования: 1) дать характеристику надземной и подземной структуры ЭП, в частности исследовать особенности численности и возрастного состава; 2) выявить способы самоподдержания ЭП сорняков в связи с условиями существования и жизненной формой.

Материал и методика

Основные объекты исследования: щавель малый *Rumex acetosella* L., бодяк полевой *Cirsium arvense* (L.) Scop., хвощ полевой *Equisetum arvense* L., тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L., льнянка обыкновенная *Linaria vulgaris* Mill., мать-и-мачеха обыкновенная *Tussilago farfara* L.

Основные исследования проводились нами в 1989 г. в долине р. Медозы (д. Радоница) и в 1988 г. в долине р. Волги (с. Торфяное) в Костромской обл.

Выбирались участки с наиболее активной геологической деятельностью поверхностных текучих вод и смещениями горных пород (оползнями). Смещения эти были мелкие (оплывины или сплывы) и перемещались вниз по склону под влиянием сильного переувлажнения почвенного слоя и частично подстилающей выветрившейся породы. Механизм смещения, по классификации А. П. Павлова (цит. по: Якушова, 1970), можно определить как деляпсивный, когда горные породы соскальзывают под влиянием собственного веса. Оползневые явления на исследуемых участках происходили в апреле месяце года исследования. Оползневые тела объемом в среднем 200—250 см^3 перемещались с верхней части берегового склона почти до уровня воды. Длина склона составляла около 10 м, угол наклона — 45—50 °. Поверхность склона несла на себе следы полировки и штриховки, вызванной трением пород друг о друга при сползании. В оползневых телах в основном сохранялась последовательность слоев, несколько запрокинутых в сторону ненарушенной части склона, а также содержались части оборванных корней и корневищ вегетативно подвижных видов. На исследуемом участке общей площадью примерно 60—70 м^2 произошло 5—6 оползней. Вместе с оползневыми телами перемещались и частицы поверхностного слоя горных пород, главным образом глины и песка, производя разрыв корней и корневищ сорняков или молодых парциальных побегов. Значительные части корней и корневищ, особенно щавеля малого, простирались прямо по поверхности склона. Обнажение и частичный разрыв корней и корневищ происходили также в значительной мере при смыве частиц пород поверхностными текучими водами, образующимися

при таянии снега и стекающими вниз по склону. Разрыв корней и корневищ на береговых склонах малых рек происходит особенно интенсивно во время половодья (Лебедев, 1988).

Как известно, специфика жизненных форм длиннокорневищных и корнеотпрысковых сорных растений заключается в образовании системы гипогеогенных корневищ или корней размножения (Казакевич, 1922) с пространственно удаленными автономными разновозрастными парциальными побегами и(или) кустами (Смирнова, 1976, 1987; Лебедев, 1986). Гипогеогенные корневища и корни размножения одних видов развиваются моноподиально и залегают главным образом в слое почвы 0—20 см; корневища и корни размножения других видов развиваются симподиально и залегают в более глубоких слоях почвы (Лебедев, 1991). У представителей первой группы (*Achillea millefolium, Rumex acetosella, Sonchus arvensis, Tussilago farfara*) происходит разрыв плагиотропных участков корней и корневищ, у представителей второй группы (*Equisetum arvense, Cirsium arvense*) — преимущественно ортотропных участков корневищ. Места разрыва выходящих на поверхность корней и корневищ в одних случаях были покрыты слоем пробки, а в других — потемнели и засохли.

В качестве счетной единицы в популяционных исследованиях нами была принята фитоценотическая счетная единица (Смирнова, 1976) 2 типов — надземного и подземного. Надземный тип представлен побегом возобновления или корневым отпрыском (Лебедев и др., 1991), а подземный — в соответствии с методикой Л. Г. Раменского (1938) и М. С. Шалыта (1960) — корневищем или корнем размножения (Лебедев, 1991).

Изучению ЭП предшествовало геоботаническое описание экотопически обусловленной растительной группировки.

В надземной части ЭП исследовались плотность, возрастной состав и биомасса. Эти параметры определялись путем закладки 30 площадок размером 50 × 50 см. Площадки закладывались на 3 трансектах по 10 площадок в каждой. Трансекты отмерялись поперек склона. Для изучения подземной структуры ЭП длиннокорневищных и корнеотпрысковых видов был использован с некоторыми дополнениями траншейный метод (Раменский, 1938; Шалыт, 1960). На вертикальной стенке траншеи сверху вниз закладывались прямоугольные учетные площадки размером 50 × 50 см. Всего было заложено для подземной части 50 площадок. На площадках подсчитывались и картировались перерезанные корни размножения и корневища изучаемых видов. Полученные материалы обрабатывались статистически.

Результаты и их обсуждение

Сорные виды в долинах рек доминировали на всех участках с высокой геологической активностью. Пологие участки склонов, где оползневые явления отсутствовали, зарастали травянистой и древесной растительностью, поэтому вдоль склонов наблюдались все переходные растительные группировки — от экотопических до ценотических. Поскольку численность подавляющего большинства вегетативно подвижных видов сорняков в ценотических растительных группировках была небольшой, в работе приводятся материалы по изучению популяций в экотопических растительных группировках. Сравнительная характеристика экотопической и ценотической популяций проведена только для щавеля малого (табл. 1). Из табл. 1 видно, что численность корневых отпрысков щавеля всех возрастных групп на участках с оползнями была значительно выше по сравнению с таковой на участках, где оползневые явления отсутствовали. Кроме того, на участках с оползнями отсутствовали отмершие корневые отпрыски. Возрастной спектр экотопической популяции характеризовался также высокой численностью ювенильных корневых отпрысков.

ТАБЛИЦА 1

Влияние оползней на плотность возрастных групп экотопических популяций *Rumex acetosella* в долине р. Медозы

Вариант популяций	Плотность возрастных групп на 0.25 м^2				Общая плотность
	j	v	g_1	sc	
С оползнем	22.0	9.33	14.0	—	45.33
Без оползня	7.75	3.71	6.03	1.7	19.19

Примечание. Возрастные состояния: j — ювенильные, v — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, sc — отмершие.

ТАБЛИЦА 2

Некоторые показатели надземных частей экотопических популяций сорных растений в долине р. Волги (31 V 1988)

Виды	Численность, элемент/0.25 м^2				Всего	Биомасса, г/0.25 м^2
	j	im	v	g		
Tussilago farfara	2.0	2.47	0.33	1.79	6.53	8.98
Achillea millefolium	0.07	—	—	—	0.07	0.04
Rumex acetosella	—	0.27	—	0.53	0.8	0.35
Sonchus arvensis	0.67	0.13	—	—	0.8	0.49
Linaria vulgaris	0.47	0.6	0.11	—	1.18	0.15
Cirsium arvense	0.6	0.47	0.13	—	1.2	2—2
Equisetum arvense	1.0	3.47	—	—	4.47	1.64

Примечание. Возрастные состояния: j — ювенильные, im — имматурные, v — виргинильные, g — генеративные.

Возрастные спектры ЭП других видов сорных растений имели максимум в группах ювенильных и(или) имматурных парциальных образований (табл. 2). Наиболее высокими численностью и биомассой отличались ЭП мать-и-мачехи, хвоща полевого, наименьшими — ЭП тысячелистника обыкновенного, щавеля малого и осота полевого, что связано, по-видимому, с разным отношением видов к тяжелой глинистой почве в долине р. Волги.

Раскопка и морфологический анализ полицентрических особей показали, что во время оползней происходит разрыв корней и корневищ вегетативно подвижных видов (вегетативное размножение), сопровождающийся их омоложением. Омоложение вегетативно возникших особей в первую очередь заключается в закладке новых придаточных почек, почек возобновления и развивающихся из них побегов, а также придаточных или боковых корней. Закладка новых почек и корней была приурочена главным образом к месту разрыва корня или корневища. В исследованных нами ЭП число порванных корней и корневищ, обнаруженных на поверхности берегового склона, колебалось от 1—2 (тысячелистник, щавель, льнянка, бодяк) до 3—5 на 1 м^2 (мать-и-мачеха, хвощ). Вероятно, часть вегетативно возникших особей уносится водой. Семенных особей у исследуемых видов, за исключением щавеля малого на некоторых участках береговых склонов р. Медозы, не обнаружено. Таким образом, основным способом самоподдержания ЭП исследуемых видов был вегетативный, сопровождающийся омоложением вегетативного потомства.

Подземная структура ЭП характеризовалась пространственной неоднородностью в расположении основного числа корневищ и корней размножения сорных видов (табл. 3). У одной группы видов основное число подземных вегетативных органов располагалось в слое 0—20 см (щавель, льнянка, мать-и-мачеха, тысячелистник), у другой группы — в слое 20—40 см и более (бодяк, хвощ).

ТАБЛИЦА 3

Численность корней размножения и корневищ в подземной части экотопических популяций сорных растений в долине р. Волги

Виды	Численность на площадках 50×50 см вдоль трансекты (сверху вниз)				
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50
*Tussilago farfara**	1.33	0.88	0.34	0.5	—
Cirsium arvense	0.34	0.17	0.34	0.33	0.12
Eguisetum arvense	—	—	0.17	0.5	0.17

Примечание. * Наряду с *Tussilago farfara* в эту группу включены *Rumex acetosella* и *Achullea millefolium*, корни и корневища которых встречались изредка.

Аналогичная тенденция в структуре характерна для фитоценотических популяций исследуемых видов в фитоценозах (Лебедев, 1991, 1992).

Корни и корневища исследуемых видов располагаются не параллельно поверхности склона, а под углом к ней. Своей верхушкой они приближаются к поверхности склона. Во время оползня обрываются как надземные ассимилирующие побеги, так и участки корней и корневищ, расположенные вблизи поверхности почвы.

Таким образом, оползневые явления в экотопически обусловленных группировках растений в долинах рек — основной фактор самоподдержания их популяций. Интегральным биологическим свойством исследуемых видов, позволяющим им произрастать в подобных экстремальных экологических условиях, в которых другие виды произрастать не могут, является их эксплерентность (реактивность). Она обусловлена такими частными свойствами, как высокая скорость роста корней и корневищ, обеспечивающая быстрый захват территории, высокая регенерационная способность, высокая скорость развития парциальных образований, небольшая продолжительность жизни надземных вегетативных органов.

Полученные нами фактические данные являются подтверждением мнения некоторых исследователей (Высоцкий, 1915; Работнов, 1984), доказывающих, что долины рек могли быть в доагрикультурный период первичным местообитанием ряда сорняков, откуда они могли впоследствии распространиться на поля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. М.: Наука, 1983. 248 с. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1915. Т. 8. № 9-10. С. 1113—1443. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 470—477. — *Казакевич Л. И.* Материалы к биологии растений Юго-Востока России // Бюл. Отд. прикл. бот. Саратовск. обл. с.-х. опытн. станции. 1922. № 18. С. 1—23. — *Лебедев В. П.* Полицентричность некоторых корнеотпрысковых трав // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ, 1986. С. 121—125. — *Лебедев В. П.* Ценотические популяции корнеотпрысковых трав в речных долинах // Перспективы теории фитоценологии. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1988. С. 24—34. — *Лебедев В. П.* Синузии сорных растений в агрофитоценозах и на залежах // Экология. 1991. № 5. С. 9—13. — *Лебедев В. П.* Структура и динамика ценопопуляций сорных растений: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. СПб., 1992. 32 с. — *Лебедев В. П., Беляева М. А., Соловьева И. С.* Онтогенез корневых отпрысков *Rumex acetosella* (*Polygonaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 260—265. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 9. С. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1267—1309. — *Петровский В. В.* Синузии как формы совместного существования растений // Бот.

журн. 1961. Т. 46. № 11. С. 1615—1626. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф // Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 72—80. — *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с. — *Шалыт М. С.* Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 163—205. — *Якушова А. Ф.* Динамическая геология. М.: Просвещение, 1970. 335 с.

Костромской государственный педагогический институт

Получено 19 XII 1991

УДК 581.524 : 578.084.2

В. И. Василевич, В. П. Кириллова

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ *TRIFOLIUM PRATENSE (FABACEAE)* СО ЗЛАКАМИ

V. I. VASILEVICH, V. P. KIRILLOVA. THE EXPERIMENTAL STUDY OF THE INTERRELATIONS BETWEEN *TRIFOLIUM PRATENSE (FABACEAE)* AND GRASSES

Взаимоотношения *Trifolium pratense* с 5 видами луговых злаков (*Alopecurus pratensis, Dactylis glomerata, Festuca pratensis, Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum*) изучались в чистых и смешанных посадках этих видов на стационаре БИН РАН «Отрадное». Расстояние между растениями во всех вариантах опыта 10 см, соотношение видов в смешанных посевах 1 : 1. Увеличение суммарного урожая в травосмесях по сравнению с урожаем в одновидовых посадках свидетельствует о положительной реакции злаков на дополнительный источник азота. Во всех вариантах у злаков относительная масса в травосмесях увеличивается, а у клевера снижается. Эти результаты свидетельствуют о некоторой дифференциации экологических ниш злаков и клевера, но экологическая ниша клевера оказывается целиком включенной в экологические ниши видов злаков.

Все виды растений для роста и развития нуждаются в одних и тех же ресурсах среды — свете, воде, элементах минерального питания (в первую очередь в азоте, калии и фосфоре). В связи с этим ресурсные экологические ниши видов растений различаются весьма слабо. При совместном произрастании в одном растительном сообществе они неизбежно вступают в конкуренцию за эти ресурсы, если количество последних в среде ограничено.

Дифференциация экологических ниш растений возможна путем разделения их во времени или в пространстве, однако эти ниши не могут сильно различаться (Василевич, 1983). Дифференциация экологических ниш разных компонентов растительного сообщества приводит к снижению конкуренции между ними и позволяет полнее использовать ресурсы среды. Можно ожидать, что при совместном выращивании видов, экологические ниши которых заметно различаются, урожай смеси с единицы площади будет значительно выше, чем урожай этих видов в чистых посевах.

Эксперименты по изучению взаимоотношений клевера лугового *Trifolium pratense* L. и злаков интересны в этом плане тем, что клевер, как многие другие бобовые, способен использовать свободный атмосферный азот в результате фиксации его клубеньковыми бактериями, живущими на корнях. Следовательно, клевер имеет дополнительный источник азота, недоступный злакам. В этом случае несомненны различия ресурсных ниш клевера и злаков.

При проведении этой работы была поставлена задача оценить напряженность конкурентных взаимоотношений между растениями в чистых и смешанных посевах, а также степень дифференциации их экологических ниш. Работа проводилась

в питомнике Научно-опытной станции Ботанического института РАН в Отрадном (Приозерский р-н Ленинградской обл.).

Материал и методика

В 1986 г. в питомнике были сделаны посадки *Trifolium pratense* и 5 видов злаков, обычных компонентов суходольного мелкозлаково-разнотравного луга, широко распространенного в окрестностях станции. Для опыта были собраны семена злаков местных популяций и использованы семена клевера красного (лугового) сорта Сиворицкий, так как не оказалось нужного количества семян дикорастущего клевера.

Для эксперимента были взяты злаки, относящиеся к разным биоморфологическим типам, что влияет на напряженность взаимодействий между растениями. Были взяты верховые (*Alopecurus pratensis, Dactylis glomerata, Festuca pratensis*) и низовые злаки (*Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum*). Они также различаются по строению дерновины: *Anthoxanthum odoratum, Dactylis glomerata* и *Festuca pratensis* — рыхлокустовые злаки, а *Agrostis tenuis* и *Alopecurus pratensis* — корневищные. По темпам роста и развития *Alopecurus pratensis* и *Anthoxanthum odoratum* являются раннелетними, а *Agrostis tenuis, Dactylis glomerata* и *Festuca pratensis* — среднелетними.

В вариантах опыта предусматривались одновидовые посевы каждого из 6 видов и парные посевы, состоящие из клевера и одного вида злаков. Растения в состоянии проростков (1 побег с 2 листьями) были высажены на делянки 30 VII 1986 по вершинам квадратов на расстоянии 10 см друг от друга. Размер делянок 2.2 × 1.3 м. Всего на делянках произрастало 220 растений. Краевые растения в работе не учитывались. Соотношение растений в смешанных посадках 1 : 1. При таком способе расположения и соотношения особей разных видов в смешанных посевах каждое растение было окружено 4 растениями другого вида.

Почва питомника дерново-подзолистая среднекислая, супесчаная, с низким содержанием гумуса (1—2%), бедная калием (K_2O 2.5—5.0 мг/100 г почвы) и богатая фосфором (P_2O_5 9.6—13.0 мг/100 г почвы).

Работа по изучению взаимоотношений клевера и злаков проводилась на 2-й и 3-й годы жизни растений в посадках (1987—1988 г.). Эти годы значительно различались по погодным условиям. Зима 1987—1988 г. была более теплой и снежной, чем зима 1986—1987 г., а май и июнь в 1988 г. — более теплыми и сухими, чем в 1987 г. В мае 1987 г. выпало осадков 31.1 мм, в июне — 77.6, а в мае и июне 1988 г. — соответственно 10.6 и 34.3 мм.

В 1987 и 1988 г. в течение вегетационного периода через 5 дней отмечалось фенологическое состояние растений в разных вариантах опыта, через 10 дней измерялась их высота. В начале июля (во время цветения среднелетних злаков) учитывалась жизненность особей (число побегов, высота, процент генеративных побегов, возрастное состояние), измерялась люксметром освещенность в травостое на разной высоте от поверхности почвы. Затем растения срезали на высоте 1—1.5 см, высушивали до абсолютно сухой массы и взвешивали.

В камеральный период обработки вычисляли средний вес растений каждого вида по вариантам опыта, его среднее квадратическое отклонение.

Для оценки степени перекрывания экологических ниш видов, растущих в смеси, нередко используются отношения урожая вида с единицы площади в смеси и в чистом посеве. Этот подход был впервые использован в работе de Wit (де Вит, 1964). Существуют разные варианты таких отношений. Часто вычисляют величину *RYT* (общий относительный урожай), которая равна 1 при полном совпадении экологических ниш и величин потребляемых ресурсов у сравниваемых видов (McGilchrist, Trenbath, 1971; Берг, Энник, 1973; Hall, 1974; Aarsen, 1983;

Lemieux et al., 1984; Palaca, 1986; Körmoczi, 1987; Austin et al., 1988; Taylor, Aarsen, 1989; Menchaca, Connolly, 1990):

$$RYT = \frac{Yi(j)}{Yii} + \frac{Yj(i)}{Yjj},$$

где *Yii, Yjj* — урожай с единицы площади видов *i* и *j* в монокультуре; *Yi (j)* — урожай вида *i* в смеси с *j*; *Yj (i)* — урожай вида *j* в смеси с *i*.

При $RYT > 1$ в смеси происходит более эффективное усвоение ресурсов за счет несовпадения экологических ниш видов. Когда виды не взаимодействуют и их экологические ниши не перекрываются, $RYT = 2$ (Menchaca, Connolly, 1990).

Два отношения, стоящих в правой части уравнения, можно анализировать и по отдельности:

$$R_i = \frac{Yi(j)}{Yji},$$

но если при вычислении *RYT Yi (j)* — реальный урожай той части травосмеси, которую составляет вид *i*, то при вычислении R_i эта величина представляет собой урожай растений, выросших в смеси, пересчитанный на общую плотность посева. В смеси из 2 видов (*1* и *2*) при $R_1 > 1$ и $R_2 > 1$ межвидовая конкуренция слабее внутривидовой, что свидетельствует о некоторой дифференциации экологических ниш. При $R_1 < 1$ и $R_2 > 1$ один вид подавляет другой, а при $R_1 < 1$ и $R_2 < 1$ наблюдается взаимный антагонизм, что свидетельствует о том, что межвидовая конкуренция напряженнее внутривидовой (Palaca, 1986).

Иногда вместо этих отношений используют

$$R_x = \frac{Yi(j) - Yii}{Yii}$$

(Jacquard, 1968; Bazzaz, Garbutt, 1988; Paul, 1989). При анализе этих отношений мы считали достоверно отличающимися от ожидаемых те, в которых средний вес растений в смеси достоверно отличается от среднего веса в чистом посеве при уровне значимости 0.05.

Результаты исследования

Биология клевера лугового, структура его особей и ее изменения в течение большого жизненного цикла описаны во многих работах (Серебрякова, 1956; Покровская, 1974; Кириллова, 1978, 1988). Малый и большой жизненные циклы этих видов злаков также хорошо освещены в литературе (Серебрякова, 1956; Смелов, 1966; Джалилова, 1978).

К концу осени 1986 г. растения перешли в стадию кущения, у злаков в чистых посадках и травосмесях началось смыкание корневых систем. Корневые системы клевера к этому времени не сомкнулись.

Результаты наблюдений за ростом и развитием особей клевера лугового 2-го и 3-го годов жизни (1987, 1988 г.) в разных вариантах эксперимента приведены в табл. 1. У 2-летнего клевера жизненность оказалась ниже при произрастании в смеси со злаками: уменьшились высота генеративных побегов и средний вес растений (кроме посадок с *Dactylis glomerata*). Достоверное снижение веса получено только для вариантов с *Festuca pratensis* и *Agrostis tenuis*. Четкого уменьшения числа побегов у особей клевера в травосмесях по сравнению с монокультурой не наблюдалось, видимо, вследствие еще слабого смыкания травостоя, особенно в подземной части. По общему числу побегов растения клевера развивались более мощно в смеси с ежой и лисохвостом.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика 2- и 3-летних особей *Trifolium pratense* в монокультуре и в травосмесях

Показатели и статистика		В монокультуре	В смеси со злаками				
			Dactylis glomerata	*Anthoxanthum odoratum*	*Alopecurus pratensis*	*Festuca pratensis*	*Agrostis tenuis*
Высота, см	*M*	39.63/38.31	44.15/42.08	34.92/26.55*	31.33*/34.50	25.91*/31.52	23.78*/34.10
	V	42.1/41.7	31.7/42.6	40.8/70.8	45.9/63.0	39.7/56.0	51.5/49.8
Число генеративных побегов	*M*	1.42/4.08	2.10*/3.49	1.34/1.67*	1.09/2.05	1.19/2.26*	0.73*/1.74*
	V	105.4/76.7	77.6/93.1	106.3/111.9	139.9/103.4	127.2/90.7	182.2/121.3
Число побегов (генеративных и вегетативных)	*M*	3.54/7.63	4.64*/6.32	3.59/4.31*	4.69*/4.33*	3.52/4.56*	2.25*/3.81*
	V	56.4/64.2	53.1/68.2	76.0/119.5	70.1/66.7	71.1/58.3	117.6/102.6
Надземная биомасса, г абс. сух. массы	*M*	2.61/4.43	3.21/3.71	2.03/1.76*	2.12/2.45*	1.49*/2.07*	1.26*/2.24*
	V	82.8/113.3	64.8/103.4	93.0/126.0	111.5/119.4	86.9/134.8	132.2/120.1
Генеративные особи, % от общего числа растений на делянке		65.4/88.5	86.0/80.6	76.5/68.6	46.1/68.4	55.6/73.9	32.7/48.4

Примечание. В табл. 1 и 3 в числителе приведены данные за 1987 г., в знаменателе — за 1988 г. В табл. 1, 3, 5 звездочкой отмечена достоверная разница (на 5%-м доверительном уровне) между показателями жизненности клевера в монокультуре и в других вариантах. *M* — среднее арифметическое, *V* — коэффициент вариации.

3-летние растения клевера в монокультуре стали более мощными, чем 2-летние: примерно в 3 раза возросло число генеративных побегов, в 2 раза увеличился вес особей, что объясняется переходом растений в средневозрастное генеративное состояние. Во всех смесях со злаками, за исключением травосмеси с ежой, общее число побегов и вес клевера оказались значительно ниже, чем в чистом посеве. В варианте с ежой эти показатели для клевера не отличались существенно от таковых в монокультуре. На 3-й год жизни угнетающее влияние душистого колоска, лисохвоста лугового, овсяницы луговой и полевицы тонкой стало более определенным.

В табл. 2 приведены данные по выпадению клевера в течение всего эксперимента в разных вариантах. В 1987 г. процент сохранившихся особей был несколько больше в монокультуре. Весной 1988 г. вследствие плохой перезимовки число сохранившихся растений клевера очень сильно снизилось во всех вариантах, и в чистой посадке их осталось меньше, чем во многих смешанных, так как стерня и листья злаков защищают клевер от низких температур (Минина, 1972). К весне 1989 г. клевера осталось мало во всех вариантах. Хотя различия между крайними значениями процента сохранившихся особей в каждый срок учета статистически достоверны, различия между вариантами сильно меняются во времени, что не позволяет нам считать динамику выпадения клевера существенно различной в разных вариантах опыта.

Известно, что злаки в посевах с бобовыми произрастают лучше, чем в чисто злаковых посевах, так как часть азота в виде аминокислот корневых выделений они получают от бобовых (Буткевич, 1987). По нашим данным, исследованные

ТАБЛИЦА 2

Динамика выпадения *Trifolium pratense* с экспериментальных делянок

Варианты опыта	Число особей на делянке, 1986 г. (100%)	Число оставшихся особей, %					
		1987 г.		1988 г.		1989 г.	
		весна	лето	весна	лето	весна	лето
Trifolium pratense (контроль)	190	93.2	91.1	30.0	27.9	11.6	1.6
Trifolium pratense + *Anthoxanthum odoratum*	110	87.3	86.4	49.1	49.1	20.0	4.5
Trifolium pratense + *Dactylis glomerata*	105	88.6	88.6	50.5	50.5	17.1	3.8
Trifolium pratense + *Alopecurus pratensis*	116	79.3	77.6	25.0	25.0	10.3	3.4
Trifolium pratense + *Agrostis tenuis*	100	61.0	61.0	40.0	40.0	16.0	6
Trifolium pratense + *Festuca pratensis*	116	73.3	73.3	26.7	25.0	8.6	0

злаки, произрастая с клевером, имеют более высокую жизненность, чем в монокультуре. 2- и 3-летние растения злаков в травосмесях выше, больше их энергия кущения, генеративность и средний вес особей, в их популяциях больше процент генеративных особей (табл. 3). Разница между средними показателями в чистых и смешанных посадках в большей части статистически достоверна. Лишь ежа в 3-летней травосмеси с клевером луговым имеет такие же показатели жизненности, как и в чистых посадках. Объясняется это тем, что ежа нуждается в большом количестве азота для нормального развития и не реагирует на небольшую добавку азота при совместном произрастании с клевером (Минина, 1972).

Данные по общему относительному урожаю приведены в табл. 4. Во всех случаях $RYT > 1$ и лишь в 3 случаях существенно не отличается от 1. Превышение суммарного урожая в травосмесях является следствием обогащения почвы азотом клубеньковыми бактериями клевера лугового. Мы видим, что некоторые различия экологических ниш клевера лугового и злаков, кроме душистого колоска, действительно имеют место.

Нужно отметить, что эти оценки дифференциации экологических ниш довольно сильно различаются в разные годы существования травосмесей. Эти различия могут быть вызваны погодными условиями или возрастом растений в травосмесях, но для разделения этих факторов нужны наблюдения за травосмесями разного возраста в одни и те же годы.

Выяснить характер взаимоотношений видов в травосмесях позволяют коэффициенты R_x, показывающие направление и степень изменения урожая вида в травосмеси по сравнению с таковым в чистом посеве (табл. 5). Во всех случаях эти коэффициенты для видов, образующих травосмесь, имеют противоположные знаки. У злаков более или менее значительно увеличивается относительная масса в травосмеси, а у клевера она снижается. Несомненно угнетающее влияние злаков на клевер.

На основании данных, приведенных в табл. 5, был составлен ряд усиления агрессивности злаков по отношению к клеверу в травосмесях 2-го года жизни: *Dactylis glomerata* → *Alopecurus pratensis* → *Anthoxanthum odoratum* → *Festuca pratensis* → *Agrostis tenuis*. Для травосмесей 3-го года жизни (1988 г.) получен несколько иной ряд, где *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odaratum* поменялись местами.

Для выявления причин угнетения клевера лугового злаками в травосмесях нами в 1987 г. проводились промеры максимальной высоты растений клевера и злаков (рис. 1). Лисохвост и душистый колосок развиваются быстрее и цветут

ТАБЛИЦА 3

Характеристика 2- и 3-летних особей злаков в монокультуре и в травосмеси

Показатели и статистика		Варианты опыта									
		Dactylis glomerata	*Dactylis glomerata + Trifolium pratense*	*Alopecurus pratensis*	*Alopecurus pratensis+Trifolium pratense*	*Anthoxanthum odoratum*	*Anthoxanthum odoratum+Trifolium pratense*	*Festuca pratensis*	*Festuca pratensis+Trifolium pratense*	*Agrostis tenuis*	*Agrostis tenuis+ + Trifolium pratense*
Высота, см	*M*	47.38 / 70.33	77.46* / 80.0	57.19 / 51.78	77.90* / 87.40*	58.78 / 50.06	28.27* / 55.61*	42.66 / 61.22	67.54* / 89.0*	53.43 / 61.30	57.81* / 61.12
	V	72.6 / 58.4	51.9 / 46.7	42.8 / 55.8	30.4 / 28.3	17.8 / 31.2	26.6 / 20.3	60.5 / 44.3	60.2 / 20.7	16.1 / 16.1	16.7 / 14.0
Число генеративных побегов	*M*	0.98 / 2.51	1.90* / 1.91	0.72 / 0.81	2.11* / 3.71*	10.73 / 12.97	12.08 / 18.55*	0.43 / 3.99	1.25* / 6.33	21.09 / 31.95	30.21* / 62.2*
	V	186.1 / 138.8	133.7 / 127.3	134.2 / 167.9	93.4 / 85.2	58.2 / 76.3	50.1 / 71.2	228.5 / 90.0	153.5 / 62.4	55.7 / 60.5	48.0 / 61.2
Число побегов (генеративных и вегетативных)	*M*	6.08 / 6.24	7.47 / 7.34	6.95 / 8.83	9.80* / 18.20*	17.45 / 22.4	20.46* / 32.18	6.49 / 11.40	7.32* / 19.24*	26.07 / 45.14	41.93* / 87.20*
	V	71.5 / 82.4	61.5 / 45.0	39.8 / 43.9	42.8 / 47.7	50.8 / 54.3	43.0 / 47.4	44.6 / 48.9	39.4 / 44.5	50.1 / 55.8	42.3 / 56.3
Надземная биомасса, г абс. сух. массы	*M*	1.91 / 2.59	3.25* / 3.17	1.19 / 1.35	2.24* / 4.19*	1.79 / 1.48	2.22 / 2.40*	1.30 / 1.55	2.11* / 3.28*	2.09 / 2.79	4.21* / 5.69*
	V	135.5 / 144.1	88.9 / 82.0	56.7 / 71.9	56.8 / 55.8	66.7 / 92.6	59.5 / 76.2	82.3 / 88.4	87.5 / 74.7	67.0 / 87.1	63.2 / 75.9
Генеративные особи, % от общего числа особей на делянке		28.6 / 69.5	53.9 / 100	42.7 / 70.7	83.3 / 81.2	96.2 / 96.2	100 / 98.7	23.7 / 78.4	50.0 / 97.6	100 / 100	100 / 100

ТАБЛИЦА 4

Общий относительный урожай (*RYT*) травосмесей

Травосмеси	1987 г.	1988 г.
Trifolium pratense + Dactylis glomerata	1.47*	1.03
T. pratense + Anthoxanthum odoratum	1.01	1.01*
T. pratense + Alopecurus pratensis	1.34*	1.90*
T. pratense + Festuca pratensis	1.09*	1.29*
T. pratense + Agrostis tenuis	1.24*	1.26*

в 1-й декаде июня. К этому времени почти прекращается рост их генеративных побегов. Некоторое увеличение высоты растений может происходить за счет роста более молодых генеративных побегов.

В начале 3-й декады июня зацветают и почти прекращают рост ежа и клевер луговой. Овсяница луговая и полевица тонкая, которые, по нашим данным, сильнее угнетают клевер, до конца мая имеют слабый прирост и отстают в развитии от других злаков. Рост их побегов продолжается до конца 1-й декады июля.

Из этих данных видно, что по различиям в ритмах сезонного развития исследованных луговых растений не определяются напряженность конкурентных отношений между ними и дифференциация экологических ниш. Наиболее сходные кривые роста имеют клевер и ежа, в то же время ежа менее остальных видов

ТАБЛИЦА 5

Показатели коэффициента *Rx* (относительное отклонение массы вида в травосмеси от массы в контроле, г/м^2) в разных травосмесях

Компоненты травосмесей	1987 г.	1988 г.
Dactylis glomerata	+0.70*	+0.29
+ *Trifolium pratense*	+0.23	—0.16
Alopecurus pratensis	+0.88*	+2.10
+ *T. pratense*	—0.19	—0.45*
Anthoxanthum odoratum	+0.24	+0.63*
+ *T. pratense*	—0.22	—0.60*
Festuca pratensis	+0.62*	+1.12*
+ *T. pratense*	—0.43*	—0.53*
Agrostis tenuis	+1.01*	+0.99*
+ *T. pratense*	—0.52*	—0.49*

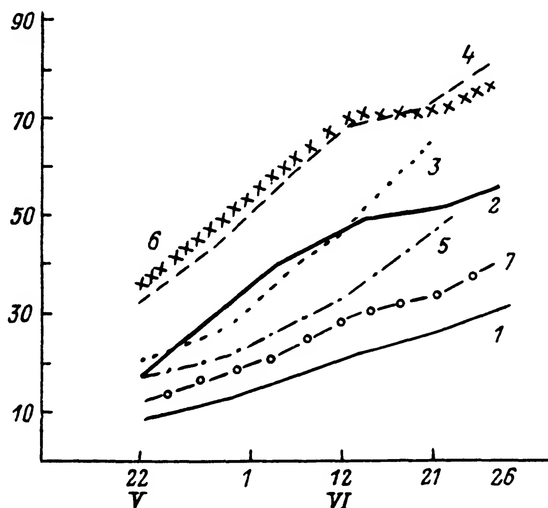


Рис. 1. Кривая роста средней особи клевера лугового и злаков.

1 — *Trifolium pratense* в чистых посадках; *2*—*6* — злаки в смешанных посадках с *T. pratense*: *2* — *Anthoxanthum odoratum*, *3* — *Festuca pratensis*, *4* — *Dactylis glomerata*, *5* — *Agrostis tenuis*, *6* — *Alopecurus pratensis*; *7* — *T. pratense* из смеси с *Dactylis glomerata*. По оси абсцисс — календарные даты; по оси ординат — высота растения, см.

подавляет клевер. Более всего отличается кривая роста овсяницы, но ее агрессивность по сравнению с другими видами довольно высокая.

В 1987 г. в разгар развития травостоя нами определялась освещенность на каждой делянке послойно через 10 см от поверхности почвы. На рис. 2 представлены данные по относительной освещенности (в % от освещенности на открытом месте) на делянках с одновидовыми посадками злаков и клевера.

Наиболее равномерное по высоте и сильное освещение было в травостое душистого колоска вследствие тонкости его стеблей, слабой олиственности побегов и равномерного распределения листьев по высоте растений. Сильное затенение наблюдалось в посадках клевера, широкие листовые пластинки которого, находящиеся на высоте 5—20 см от поверхности почвы, снижали освещенность на поверхности почвы до 30% от полной. В чистых посадках лисохвоста, полевицы

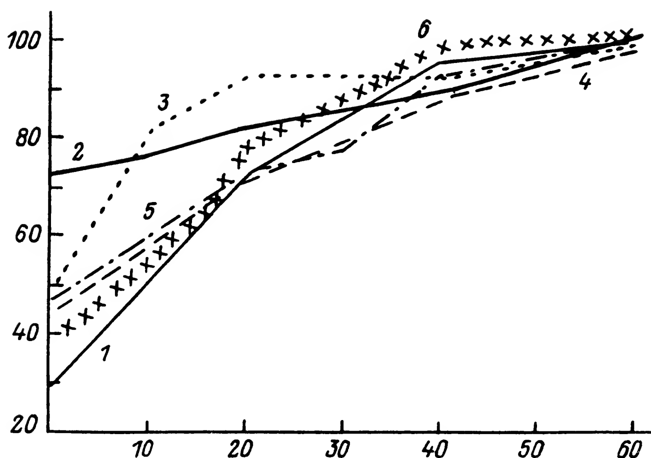


Рис. 2. Относительная освещенность (% от освещенности на открытом месте) в чистых посадках клевера лугового и луговых злаков (1987 г.).

1 — Trifolium pratense, 2 — Anthoxanthum odoratum, 3 — Festuca pratensis, 4 — Dactylis glomerata, 5 — Agrostis tenuis, 6 — Alopecurus pratensis. По оси абсцисс — высота измерения освещения в травостое, см; по оси ординат — интенсивность освещения, %.

и ежи, у которых бóльшая часть листьев расположена в слое 0—30 см, освещенность в горизонте 0—10 см была 40—60%. В травостое овсяницы луговой, у которой 50% листьев находится в горизонте 0—30 см, а генеративные побеги олиственены слабо (Алексеенко, 1967), при данной плотности посадки растений затенение было слабым: в горизонте 0—10 см – около 60, а выше – от 80 до 100%.

В травосмесях освещенность была ниже, чем в чистых посадках (рис. 3). Наиболее сильное затенение наблюдалось в горизонте 0—40 см в травостоях клевера с ежой и полевицей тонкой, а наибольшее освещение – у поверхности почвы на делянках клевера с овсяницей и душистым колоском.

На основании изложенного можно сделать вывод, что в этих разреженных посадках свет не является лимитирующим фактором и причиной выпадения клевера лугового из двукомпонентных злаковых травостоев.

В. Ф. Корякина (1951) на стационаре «Отрадное» изучала водный режим ряда луговых трав (*Trifolium pratense, Phleum pratense, Festuca pratensis, Dactylis glomerata*) в чистых посадках разной густоты и в травосмесях этих злаков с клевером луговым. Она пришла к выводу, что водоудерживающая способность у этих растений почти одинаковая и одинаково изменяется в разных вариантах опыта: в чистых посадках злаков и клевера, а также в травосмесях она возрастает с уменьшением густоты посадок. В травосмесях вследствие большого затенения водоудерживающая способность листьев растений меньше, чем в чистых посадках. Наименьшие водоудерживающая способность и общий запас влаги в листьях были у клевера в смеси с ежой сборной, наибольшие – в смеси с овсяницей луговой. Корякина объясняет это различным световым режимом: в густых посадках и в травосмесях, где больше затенение, водоудерживающая способность ниже. Угнетающее влияние одного вида на другой выражается в снижении водоудерживающей способности листьев и снижении транспирации.

Обсуждение результатов и выводы

Увеличение общей биомассы травосмесей злаков и клевера по сравнению с биомассой одновидовых посадок этих видов свидетельствует о некоторых различиях экологических ниш исследованных видов злаков и клевера (табл. 4).

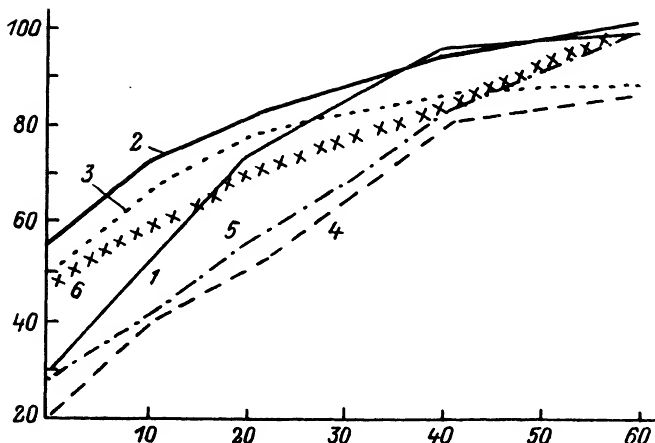


Рис. 3. Относительная освещенность (% от освещенности на открытом месте) в чистых посадках клевера лугового и в травосмесях (1987 г.).

1 — *Trifolium pratense* (монокультура); смешанные посадки клевера лугового со злаками: *2* — *Anthoxanthum odoratum*, *3* — *Festuca pratensis*, *4* — *Dactylis glomerata*, *5* — *Agrostis tenuis*, *6* — *Alopecurus pratensis*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Но такая дифференциация экологических ниш не привела к увеличению урожая клевера с единицы площади, в смешанных посевах урожай клевера во многих случаях оказался существенно ниже.

Полученные результаты можно объяснить следующим. Обычно, когда говорят о различии экологических ниш, подразумевают, что у обоих видов имеется какая-то часть экологической ниши, не перекрывающаяся с нишей другого. В результате этого каждый вид использует некоторую часть ресурсов, не используемую другим видом. В данном же случае ситуация несколько иная. При включении клевера в травосмеси дается дополнительный источник азота для злаков, следовательно, расширяется их ресурсная ниша, но не создается ресурсов для клевера, которые не могли бы быть утилизированными злаками. Ресурсная экологическая ниша клевера оказывается целиком включенной в экологические ниши видов злаков.

В смешанных посадках злаки оказываются более конкурентоспособными по сравнению с клевером и довольно заметно его подавляют. Конкуренция за свет в этих посадках не играет особой роли. По-видимому, корневая конкуренция главным образом за элементы минерального питания является основным фактором подавления клевера в травосмесях.

Исследованные виды злаков ведут себя неодинаково по отношению к клеверу. В данных условиях (на почве, бедной N, K и Ca) ежа сборная переходит в группу слабо конкурентоспособных, становится патиентом и поэтому слабо взаимодействует с клевером. Она не дает большого привеса, так как слабо отзывчива на малые дозы азота.

Душистый колосок вследствие слабой мощности куста и краткой длительности жизни особи — слабый конкурент для луговых растений, но устойчиво сохраняется на бедных и сухих почвах. В нашем опыте он слабо конкурирует с клевером за ресурсы экотопа, но не выпадает.

Овсяница луговая и полевица тонкая имеют сильно развитую корневую систему, что является их адаптивным свойством в межвидовой конкуренции с клевером луговым. Так, корневой коэффициент овсяницы луговой — 1.2, тогда как у ежи сборной — 0.76, у лисохвоста лугового — 0.8 (Ларин и др., 1951). Полевица тонкая — короткокорневищное растение. Ее особи быстро

разрастаются и смыкаются, захватывают площадь, являясь конкурентом для клевера за почвенную влагу и элементы минерального питания.

Для межвидовой конкуренции имеют значение такие свойства растений, как всасывающая сила корней, интенсивность транспирации, особенности минерального обмена, и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 168 с. — *Берг Я. П. ван ден, Энник Г. С.* Взаимоотношение между видами растений // Физико-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев: Наукова думка, 1973. С. 47—57. — *Буткевич Т. А.* Влияние эдафического фактора на ценотические отношения и некоторые физиологические процессы многолетних трав в агрофитоценозах // Межвидовые и внутривидовые отношения растений в искусственных фитоценозах. Минск: Наука и техника, 1987. С. 130—139. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Вит С. Т. де.* Пространственные взаимоотношения в популяциях одного или нескольких видов растений // Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964. С. 395—412. — *Джалилова А. О.* Злаки // Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. С. 80—115. — *Кириллова В. П.* Бобовые // Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. С. 115—135. — *Кириллова В. П.* Большой жизненный цикл *Trifolium pratense* (*Fabaceae*) и его изменения под влиянием факторов среды // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 331—341. — *Корякина В. Ф.* Сравнительное эколого-физиологическое изучение многолетних трав в чистых и смешанных посевах // Тр. БИН АН СССР. Сер. IV. Экспериментальная ботаника. Л., 1951. Вып. 8. С. 289—323. — *Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А.* и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 1. М.; Л.: Сельхозгиз, 1950. 687 с. — *Минина И. П.* Луговые травосмеси. М.: Колос, 1972. 288 с. — *Покровская Т. М.* К вопросу о возрастно-морфологических особенностях лугового клевера в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов // Сб. тр. МГПИ им. В. И. Ленина. М., 1974. С. 88—118. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки // Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. М., 1956. Т. 97. Вып. 3. С. 45—120. — *Смелов С. П.* Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966. 367 с. — *Aarsen Z. W.* Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: towards a general evolutionary theory of coexistense in systems of competition // Amer. Natur. 1983. Vol. 122. N 6. P. 707—731. — *Austin M. P., Fresco Z. F. M., Nicholls A. O., Groves R. H., Kaye P. E.* Competition and relative yield; estimation and interpretation at different densities and under various nutrient concentrations using *Silybium marianum* and *Cirsium vulgare* // J. Ecol. 1988. Vol 76. N 1. P. 157—171. — *Bazzaz F. A., Garbutt K.* The response of annuals in competitive neighbourhoods: effects of elevated CO_2 // Ecology. 1988. Vol. 69. N 4. P. 937—946. — *Hall R. L.* Analysis of the nature of interference between plants of different species. 1. Concepts and extention of the de Wit analysis to examine effects // Austr. J. Agricult. Res. 1974. Vol. 25. N 5. P. 739—746. — *Jacquard P.* Manifestation et nature des relations sociales chez les vegetaux superieure // Oecol. Plant. 1968. Vol. 3. N 2. P. 137—168. — *Körmoczi I.* Studies on the competition between *Plantago indica* and *Scabiosa ochroleuca* // Acta. Bot. Hung. 1987. Vol. 33. N 3-4. P. 211—218. — *Lemieux C., Deschênes J. M., Morisset P.* Compétition entre la spargoute des champs (*Spergula arvensis*) et la setaire glauque (*Setaria glauca*). I. Production de matiere seche // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 9. P. 1852—1857. — *McGilchrist C. A., Trenbath B. R.* A revised analysis of plant competition experiments // Biometrics. 1971. Vol. 27. N 3. P. 659—671. — *Menchaca L., Connolly J.* Species interference in white clover-ryegrass mixtures // J. Ecol. 1990. Vol. 78. N 1. P. 223—232. — *Palaca S. W.* Neighbourhood of plant population dynamics. 2. Multi-species models of annuals // Theor. popul. Biol. 1986. Vol. 29. N 2. P. 26?—292. — *Paul N. D.* The effects of *Puccinia lagenophorae* on *Senecio vulgaris* in competition with *Euphorbia peplis* // J. Ecol. 1989. Vol. 77. N 2. P. 552—564. — *Taylor D. R., Aarsen Z. W.* On the density dependence of replacement-series competition experiments // J. Ecol. 1989. Vol. 77. N 4. P. 975—988.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.542.2

О. Н. Арбузова

К СИСТЕМАТИКЕ ИСКОПАЕМЫХ *CLADIUM (CYPERACEAE)*

O. N. ARBUZOVA. ON THE SYSTEMATICS OF THE FOSSIL *CLADIUM (CYPERACEAE)*

Приведены сведения о третичных видах *Cladium*. Даны описания 2 новых видов рода — *C. balticum* Dorof. sp. nov. из олигоцена Прибалтики и *C. sibiricum* Arbuzova sp. nov. из миоцена Западной Сибири.

Род *Cladium* представлен крупными (до 1.5 м выс.) многолетними травянистыми растениями, произрастающими по берегам рек, озер, на травяных болотах в умеренных, субтропических и тропических областях Земного шара.

Cladium — олиготипный род. В настоящее время в нем насчитывается 5 современных видов (Егорова, 1976): *C. mariscus* (L.) Pohl и *C. martii* (Roem. et Schult.) K. Richt. (Европа), *C. jamaicense* Crantz (Вест-Индия), *C. chinense* Nees (Китай) и *C. mariscoides* (Muehlenb.) Torr. (Северная Америка) (см. таблицу-вклейку, *1*). Ранее к роду *Cladium* в качестве подродов или секций относили роды *Machaerina* Vahl, *Vincentia* Gaudich. и *Baumea* Gaudich., и тогда в роде насчитывалось около 50 видов (Bentham, 1878, 1883; Pax, 1887; Clarke, 1908; Kükenthal, 1942; цит. по: Vanhecke, 1974). Во флоре России и сопредельных государств встречаются 2 вида рода *Cladium* — *C. mariscus* (северо-запад России, Прибалтика) (см. таблицу-вкл., *2, 3*) и *C. martii* (Западная Украина, Кавказ, Крым). Основным признаком для различения последних является характер соцветия: у *C. mariscus* оно узкое, а у *C. martii* раскидистое.

Для решения систематических вопросов рода особенности строения плодов *Cladium* s. str. использовались редко. Е. Г. Победимова (1950), описывая новый вид *C. grossheimii* Pobed. с о-ва Сара в Каспийском море, отмечала, что это лишь начало в систематике сборного, по ее мнению, вида *C. mariscus.* Она предполагала, что на юге СССР существует целая группа (вместе с *C. grossheimii*) близких географических рас, схожих по своеобразному типу соцветия и различающихся по морфологическим особенностям плодов. Однако дальнейшего развития это предположение не получило. Все представители рода с раскидистым соцветием, распространенные на юге европейской части бывшего СССР, рассматриваются ныне в составе одного вида — *C. martii.*

Плод *Cladium* — сухая костянка. Экзокарпий плотный, кожистый. Клетки мезокарпия крупные, паренхимные, тонкостенные, на продольном срезе шестиугольные (см. таблицу-вкл., *3*). Ближе к периферии плода клетки этого слоя крупнее, по направлению к эндокарпию они становятся мельче. В верхней части плода клетки мезокарпия продольно более вытянутые. Такие клетки заполняют и канал столбика. Связь этой ткани с эндокарпием в зрелых плодах очень непрочная, и поэтому для отделения эндокарпия от наружных слоев перикарпия не требуется никаких усилий. Эндокарпий

состоит из 2 слоев — периферического слоя изодиаметрических склереид с сильно утолщенными пористыми стенками и внутреннего слоя поперечно вытянутых склереид (см. таблицу-вкл., *3, 16*). В мезокарпии проходят 3 проводящих пучка, отделенных от эндокарпия 1—3 рядами паренхимных клеток.

Спермодерма тонкая, образована 1—2 рядами тонкостенных клеток.

Плод без 2 наружных слоев (экзо- и мезокарпия) представляет собой булавовидное тело. Такие тела чаще всего и встречаются в ископаемом состоянии. По сохранившемуся слою плода их называют эндокарпиями или эндокарпами. В основании ископаемых эндокарпиев имеется так называемый базальный аппарат, «состоящий из трех лентовидных отростков оболочки, образующих три замкнутые петли» (Никитин, 1965 : 62). Современные представители рода также имеют подобную базальную структуру, но у большинства из них она значительно редуцирована. Это устройство способствует плавучести плода (для *Cladium* характерна гидрохория).

В третичных флорах Европы и Азии известно свыше 10 видов *Cladium*. В Западной Европе представители рода встречаются с эоцена, в России — с олигоцена.

3 вымерших вида *Cladium* — *C. rossicum* Dorof., *C. pannonicum* Dorof. и *C. ucrainicum* Dorof. — представлены и целыми плодами, и эндокарпиями. Для остальных известны только эндокарпии. Эндокарпии вымерших видов имеют однотипное с современными анатомическое строение.

Диагностическими признаками видов являются морфологические особенности остатков плодов: форма, размеры (длина, ширина, отношение ширины к длине), толщина стенки эндокарпиев, характер базальной структуры.

Вымершие виды *Cladium* можно разделить на две группы (Дорофеев, 1988). К первой, объединяющей наиболее архаичные виды с мелкими тонкостенными эндокарпиями, следует отнести *C. reidiorum* P. Nikit. из олигоцена и миоцена Сибири и Европы, *C. europaeum* Dorof. и *C. tanaiticum* Dorof. nom. nud. из миоцена Белоруссии, *C. balticum* Dorof. sp. nov. из олигоцена Прибалтики и *C. sibiricum* Arbuzova sp. nov. из олигоцена Западной Сибири. Вторая группа с более крупными толстостенными плодами включает в себя следующие виды: *C. rossicum*, *C. pannonicum*, *C. ucrainicum* и *C. miocenicum* Dorof. из миоцена Тамбовской обл., миоценовый молдавский *C. crassum* Negru и несколько обособленный в группе вид *C. macrocarpum* Dorof., известный из олигоцена Прибалтики, миоцена Белоруссии и Тамбовской обл. Последний вид отличается очень крупными эндокарпиями с наиболее мощными из известных лопастями базальной структуры. Эндокарпии второй группы, обнаруженные лишь в Европе, значительно более близки таковым современных видов рода, причем *C. rossicum*, по мнению П. И. Дорофеева (1988 : 34), «уже вполне настоящий *Cladium*, целиком отвечающий типу этого рода».

Далее приводятся описания 3 видов *Cladium*. Один из них — *C. balticum* — в свое время был установлен Дорофеевым в олигоцене Калининградской обл., изображение вида приведено автором в докторской диссертации (Дорофеев, 1964), хранящейся в Библиотеке БИН. Описание нового вида, оставшееся необнародованным, сохранилось в архиве Дорофеева и приводится в настоящей статье. 2 других вида — *C. sibiricum* и *C.* cf. *europaeum* — установлены нами в результате просмотра хранящейся в БИН палеокарпологической коллекции, собранной Дорофеевым, и коллекции ископаемых *Cladium* из Западной Сибири, любезно предоставленной В. П. Никитиным. Один из этих видов является новым, второй близок к миоценовому белорусскому *C. europaeum*. Ограниченность материала не позволяет провести более точное определение, но дает возможность отметить наличие в неогене Западной Сибири еще одного вида *Cladium*, сходного с европейским *C. europaeum*. Оба сибирских вида близки к *C. balticum* и относятся

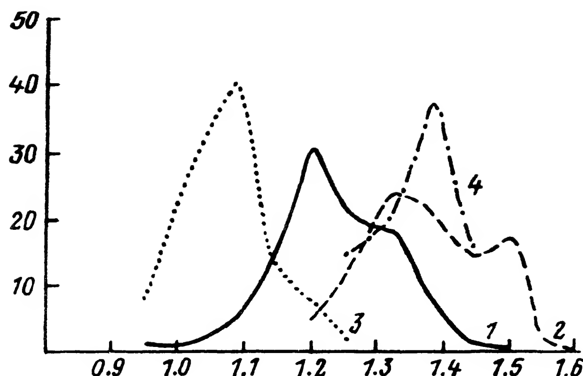


Рис. 1. Длина ископаемых эндокарпиев *Cladium* (в % к измеренному числу экземпляров).

1 — *C. reidiorum*, р. Васюган; *2* — *C. sibiricum*, пос. Короленко; *3* — *C. balticum*, пос. Отрадное; *4* — *C. europaeum*, пос. Красная Слобода. По оси абсцисс — длина ископаемых эндокарпиев, мм; по оси ординат — количество измеренных экземпляров.

ТАБЛИЦА 1

Длина ископаемых эндокарпиев *Cladium* (в % к измеренному числу экземпляров)

Длина, мм	Виды (местонахождения)			
	C. reidiorum (р. Васюган)	*C. sibiricum* (пос. Короленко)	*C. balticum* (пос. Отрадное)	*C. europaeum* (пос. Красная Слобода)
0.94—0.99	1	—	8	—
1.00—1.05	1	—	28	—
1.06—1.11	4	—	40	—
1.12—1.17	13	—	14	—
1.18—1.23	31	5	8	—
1.24—1.29	21	13	2	15
1.30—1.35	19	24	—	21
1.36—1.41	8	22	—	37
1.42—1.47	1	15	—	16
1.48—1.53	1	17	—	—
1.54—1.59	—	3	—	—
1.60—1.65	—	1	—	—

с ранее установленным в Западной Сибири *C. reidiorum* к одной группе вымерших видов *Cladium*.

Располагая массовым материалом по ископаемым эндокарпиям, мы проследили изменчивость длины, ширины и коэффициента ширины (отношение ширины к длине) 4 вымерших видов рода *Cladium*. Результаты измерений представлены в табл. 1—3. Всего было измерено: у *C. reidiorum* — 150 эндокарпиев из колл. Кон-3 (Производственное геологическое объединение «Новосибирскгеология»), средний миоцен, р. Васюган (Западная Сибирь); у *C. sibiricum* — 119 эндокарпиев из колл. 526 (БИН), олигоцен, пос. Короленко (Омская обл.); у *C. balticum* — 50 эндокарпиев из колл. 471 (БИН), олигоцен, пос. Отрадное (Калининградская обл.); у *C. europaeum* — 32 эндокарпия из колл. 317 (БИН), миоцен, пос. Красная Слобода (Белоруссия)

Приведенные в табл. 1—3 данные представлены на рис. 1—3 в виде диаграмм. Измерения показывают, что при захождении вариационных рядов отдельных анализируемых признаков комбинации этих трех признаков являются неповторимыми для каждого из исследуемых видов.

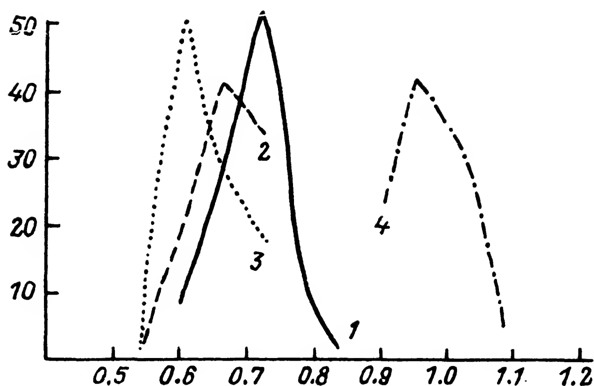


Рис. 2. Ширина ископаемых эндокарпиев *Cladium*.

По оси абсцисс — ширина ископаемых эндокарпиев, мм. Обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Ширина ископаемых эндокарпиев *Cladium*

Ширина, мм	Виды (местонахождения)			
	C. reidiorum (р. Васюган)	*C. sibiricum* (пос. Короленко)	*C. balticum* (пос. Отрадное)	*C. europaeum* (пос. Красная Слобода)
0.52—0.57	—	2	2	—
0.58—0.63	9	23	50	—
0.64—0.69	26	41	30	—
0.70—0.75	52	34	18	—
0.76—0.81	12	—	—	—
0.82—0.87	1	—	—	—
0.88—0.93	—	—	—	23
0.94—0.99	—	—	—	42
1.00—1.05	—	—	—	29
1.06—1.11	—	—	—	6

Cladium balticum Dorof. sp. nov.

(см. таблицу-вкл., *19—22*)

Эндокарпии 0.9—1.1 × 0.6—0.8 мм, булавовидные, слегка асимметричные. Верхушка закругленная, с невысоким коническим основанием столбика. Шейка короткая, толстая. Основание расширенное, с 3 кольцевидными лопастями, соединенными с шейкой перемычками. В промежутках между перемычками от основания шейки отходят небольшие отростки, попадающие в отверстие лопастей. Вход в полость эндокарпия открывается округлым отверстием, расположенным на торце, в середине основания. Стенки эндокарпиев сравнительно толстые, деревянистые. Поверхность черного или темно-серого цвета, матовая, шероховатая. Отдельные участки сохранили характерные для осоковых округло-многоугольные, слегка вытянутые и расположенные в продольных рядах клетки-ячейки.

Голотип: эндокарпий, олигоцен, пос. Отрадное (Калининградская обл.), колл. 471, обр. 9 (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН). (См. таблицу-вкл., *19*).

Местонахождение. См. голотип.

Описываемый вид относится к группе третичных евросибирских видов рода *Cladium* с субтропическими или тропическими связями. Вся группа характеризу-

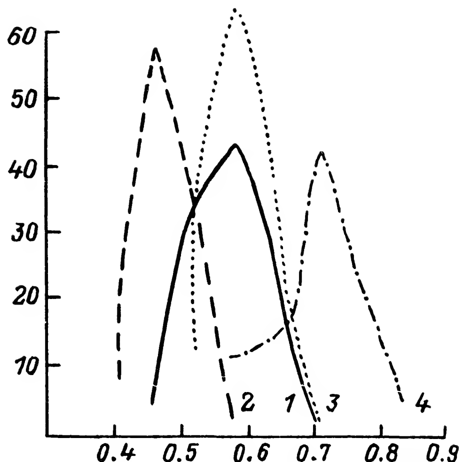


Рис. 3. Коэффициент ширины (отношение ширины к длине) ископаемых эндокарпиев *Cladium*.

По оси абсцисс — отношение ширины к длине ископаемых эндокарпиев. Обозначения те же, что и на рис. 1.

ется мелкими плодами булавовидной формы, близ основания перетянутыми в сравнительно тонкую шейку, с широкими кольцевидными лопастями основания. Первый вид этой группы был описан П. А. Никитиным (1965) под названием *C. reidiorum* в монографии, посвященной олигоцену Лагерного Сада в г. Томске. Плоды *C. europaeum* из третичных отложений Белоруссии (Дорофеев, 1960) крупнее описываемых (1.2—1.5 × × 1.0 мм), более широкие, короткие. Плоды из миоценовых отложений у хутора Комарово на р. Сал, первоначально описанные как *C. reidiorum* (Дорофеев, 1959), позднее — как *C. europaeum* (Дорофеев, 1960), крупнее описываемых, отличаются от типичных плодов *C. europaeum* приплюснутой верхушкой, почти цилиндрическими боками раздутой части плода, более тонкой шейкой, сравнительно более широкими лопастями и, несомненно, относятся к особому виду *C. tanaiticum*.

Cladium sibiricum Arbuzova sp. nov.

(см. таблицу-вкл., *9—15*)

Эндокарпии 1.18—1.6 × 0.54—0.7 мм, булавовидные. Верхушка закругленная, с небольшим бугорком основания столбика. Основание постепенно сужается и переходит в длинную, узкую шейку. Базальные лопасти неширокие, довольно длинные. Диаметр базального кольца обычно превышает диаметр верхней части плода. Поверхность эндокарпиев черная, с характерным рисунком из продольных рядов мелких ячеек.

Ранее *C. sibiricum* приводился под названием *C. reidiorum* P. Nikit. (Дорофеев, 1963, Трет. фл. Зап. Сибири: 119; табл. 14, фиг. 35—41, рис. 18, 20—24).

ТАБЛИЦА 3

Коэффициент ширины (отношение ширины к длине) ископаемых эндокарпиев

Коэффициент ширины	Виды (местонахождения)			
	C. reidiorum (р. Васюган)	*C. sibiricum* (пос. Короленко)	*C. balticum* (пос. Отрадное)	*C. europaeum* (пос. Красная Слобода)
0.38—0.43	—	8	—	—
0.44—0.49	4	57	—	—
0.50—0.55	34	33	12	—
0.56—0.61	43	2	64	11
0.62—0.67	17	—	22	16
0.68—0.73	2	—	2	42
0.74—0.79	—	—	—	26
0.80—0.85	—	—	—	5

Голотип: эндокарпий, олигоцен, скв. 67-к в пос. Короленко на р. Уй (Омская обл.), гл. 34.8—40.8 м, колл. 526, обр. 1 (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН). (См. таблицу-вкл., *14*).

Местонахождение. См. голотип.

C. sibiricum наиболее близок к *C. reidiorum* (см. таблицу-вкл., *17, 18*), тип которого происходит из миоценовых отложений берегов р. Васюган (Никитин, 1965). Однако эндокарпии последнего мельче, шире, с бо́льшими значениями коэффициента ширины (табл. 1—3; рис. 1—3), верхняя часть их более раздута, на поперечном срезе округлая, а не овальная, как у *C. sibiricum*. Кроме того, для описываемых эндокарпиев по сравнению с эндокарпиями *C. reidiorum* характерны более узкая, длинная шейка и более тонкие базальные лопасти. Эндокарпии описываемого вида крупнее эндокарпиев *C. balticum* и значительно у́же эндокарпиев *C. europaeum* (табл. 1—3; рис. 1—3).

Как и все члены мелкоплодной третичной группы, *C. sibiricum* значительно отличается от современных видов рода. Ближе остальных к описываемому современный североамериканский вид *C. mariscoides* (см. таблицу-вкл., *1*). Для эндокарпиев последнего, как и для ископаемых, характерна развитая базальная структура (3 широких выроста шейки здесь срастаются, образуя кольцо).

Cladium cf. europaeum Dorof.

(см. таблицу-вкл., *4—8*)

Эндокарпии 1.4—1.5 ×0.8—1.18 мм, булавовидные, с сильно раздутой верхней частью, узкой, длинной шейкой и развитой базальной структурой. Поверхность эндокарпиев черная, с характерным ячеистым рисунком.

По общей форме, размерам шейки и базальных лопастей данные эндокарпии вполне сходны с типичными *C. europaeum*, происходящими из миоценовых отложений пос. Красная Слобода (Белоруссия) (Дорофеев, 1960). Однако экземпляры исследуемых коллекций все же отличаются от последних более тонким базальным кольцом и несколько бо́льшими размерами эндокарпиев. Эндокарпии *C. europaeum* из пос. Красная Слобода, хранящиеся в колл. 317 (БИН), имеют, по нашим данным, размеры 1.24—1.47 × 0.88—1.11.

Местонахождение: миоцен, пос. Горный Тюменской обл., с. Юровское Тюменской обл. (Западная Сибирь).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П. И. Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской обл. // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 4. С. 143—189. — *Дорофеев П. И.* О третичной флоре Белоруссии // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 10. С. 1418—1434. — *Дорофеев П. И.* Развитие третичной флоры по данным палеокарпологических исследований: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1964. 659 с. — *Дорофеев П. И.* Миоценовые флоры Тамбовской обл. Л.: Наука, 1988. 198 с. — *Егорова Т. В.* Род Меч-трава — *Cladium* P. Br. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 128—129. — *Никитин П. А.* Аквитанская семенная флора Лагерного Сада. Томск: Изд-во ТГУ, 1965. 119 с. — *Победимова Е. Г.* Новые виды кавказской флоры // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. Л., 1950. Т. 12. С. 13—24. — *Vanhecke L.* Embryography of some genera of the *Cladiinae* and the *Gabniinae* (*Cyperaceae*) with additional notes on their fruit anatomy // Bull. Jard. Nat. Belg. 1974. Vol. 44. N 3/4. P. 367—400.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 III 1993

УДК 581.15 : 582.542.1 (-925.11/.16)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 9

М. В. Олонова

ХОРОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МЯТЛИКОВ (*POA*) СЕКЦИИ *STENOPOA* (*POACEAE*) В СИБИРИ

M. V. OLONOVA. CHOROLOGICAL STUDY OF THE TAXONOMIC STRUCTURE OF *POA*, SECTION *STENOPOA* (*POACEAE*) IN SIBERIA

Исследованы географическое распространение на территории Сибири растений с четырьмя наиболее важными в систематическом отношении признаками, а также частота проявления этих признаков в разных эволюционных группах секции. Предложена схема эволюционного развития секции.

Систематика мятликов секции *Stenopoa* очень сложна и запутана. На протяжении 200 лет было описано множество видов, подвидов, разновидностей и форм, много раз менялись представления как об объеме видов, так и о таксономическом ранге входящих в секцию морф. Однако сейчас стало очевидно, что использование одних только традиционных сравнительно-морфологических методик позволяет лишь расширить представления о фенотипическом разнообразии секции. Для выявления филогенетических и микроэволюционных взаимоотношений между таксонами, входящими в секцию, необходимо привлечь дополнительные методы.

Перспективными для этой цели представляются методы фенетики, в частности феногеографии, давно и успешно используемые зоологами и сравнительно мало — ботаниками. Являясь частью генетики, фенетика позволяет распространить генетический подход на виды, собственно генетическое изучение которых невозможно (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Н. Н. Тимофеев-Ресовский особо подчеркивает значение феногеографического материала для развития представлений в области микроэволюции. Наличие этого материала облегчает изучение пусковых процессов формообразования, пространственных тенденций в развитии внутривидовой изменчивости и образования центров многообразия. Феногеографические методы позволяют решать наиболее сложные задачи при изучении внутривидовой изменчивости, воссоздавать филогению видов, выявлять пути возможной миграции, маркируемые либо отдельными признаками, либо их комплексами (Яблоков, 1976).

Настоящая работа является первым опытом феногеографического изучения секции *Stenopoa* Dum. в Сибири. Работа была выполнена на основе материалов, хранящихся в Гербарии им. П. Н. Крылова (Томск), гербариях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС, Новосибирск), коллекций Сибирского отдела Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН, Санкт-Петербург) и собственных многочисленных сборов и наблюдений автора; в данном случае не рассматриваются виды родства *P. glauca* Vahl, так как это достаточно специфическая группа, требующая отдельного рассмотрения. В задачи исследования входило следующее: 1) изучение распространения особей, несущих определенные признаки, и выявление существования устойчивых комбинаций этих признаков на отдельных территориях; 2) выяснение связи отдельных признаков с определенными экологическими условиями; 3) определение территорий, отличающихся наибольшим фенетическим разнообразием; 4) представление на основе полученных данных вероятной схемы эволюционных взаимоотношений между видами секции.

Высокий полиморфизм секции *Stenopoa*, неясные границы между входящими в нее видами, обилие форм, у которых сочетаются признаки 2 и более видов, заставили рассматривать не отдельные виды, а группы близких видов. Если допустить, что эволюция в секции шла по пути ксерофилизации (Серебрякова, 1965; Цвелев, 1974а), то представится возможность подразделить виды на 4

группы, находящиеся на разных ступенях эволюции. Маркером групп является высота расположения верхнего узла на стебле — достаточно, хотя и не абсолютно стабильный признак, предложенный Н. Н. Цвелевым (1964, 1974б, 1976 и др.).

В *I* группу вошли мезофильные растения, верхний узел которых находится в верхней 1/2 стебля (*P. nemoralis* L., *P. palustris* L. и гибриды между ними). Во *II* группу вошли виды, верхний узел которых расположен между 1/2 и 1/3 стебля (*P. urssulensis* Trin. и *P. krylovii* Reverd.). К *III* группе были отнесены виды, верхний узел которых находится в верхней части нижней 1/3 стебля (*P. skvortzovii* Probat., *P. stepposa* (Kryl.) Roshev.), и к *IV* — наиболее ксероморфные виды, узел которых расположен в пределах нижней 1/6 стебля, практически на основании. Все виды, входящие в секцию, различаются (помимо степени ксерофилизации) главным образом по следующим признакам: голой или опушенной оси колоска; длине язычка; наличию или отсутствию опушения между жилками, а также пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижних цветковых чешуй. Распространение и локализация особей с пучком и без пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи были подробно рассмотрены ранее (Олонова, 1992).

Объем статьи не позволяет привести карты распространения признаков, которые представляют собой расширенные и дополненные, однако совпадающие в основных чертах карты, опубликованные ранее (Олонова, 1992).

Одним из наиболее важных признаков, использующихся в систематике секции *Stenopoa*, является опушение оси колоска.

Рассмотрение *I* группы показало, что из 296 исследованных особей опушенная ось колоска была отмечена у 65 (22%), а у 231 (78%) — голая. При этом 38 (13% от всех исследованных особей) были отнесены к *P. nemoralis* — виду, отличающемуся опушенной осью колоска и коротким язычком, а 209 (71%) — к *P. palustris*, у которого ось колоска голая и язычок длинный (более 2 мм). 46 особей (16% от всех исследованных) носят промежуточный характер. По всей вероятности, они имеют гибридогенное происхождение. Из этих «промежуточных» более половины несет признак опушенности члеников оси колоска. С другой стороны, среди всех особей, имеющих опушенные членики оси колоска, *P. nemoralis* составляет лишь 59%, а 41% имеют другие сочетания признаков. В группе растений с голой осью колоска *P. palustris* составляет 91% и только 9% носят промежуточный характер.

Таким образом, в *I* группе признак опушения оси колоска менее стабилен, чем признак отсутствия такового, и его взаимосвязь с другими исследуемыми признаками слабее. Этим подтверждается мнение Цвелева (1976), что *P. nemoralis* в Сибири испытал влияние интрогрессивной гибридизации со стороны *P. palustris*. Даже среди особей, которые по морфологическим признакам можно отнести к *P. palustris*, практически нет типичных экземпляров. Язычок редко бывает короче 1 мм, опушение оси колоска нередко состоит из 3—4 волосков.

По ареалу рассматриваемой группы мятликов растения, несущие этот признак, распределились следующим образом: наибольшая их концентрация отмечалась в западной и южной частях изучаемой территории (Тюменская обл., Алтай, Тува). Однако если в Тюменской обл. и Горном Алтае это в основном особи, опушенная ось у которых сочетается с коротким язычком (*P. nemoralis*), то в степном Алтае, на юге Красноярского края и Читинской обл. преобладают растения с опушенной осью и длинным (более 2 мм) язычком. Изредка встречается форма, отличающаяся от предыдущей только голым каллусом нижней цветковой чешуи, не связанная с определенными экологическими и географическими условиями. У мятликов с голой осью колоска наряду с особями с длинным язычком (*P. palustris*) есть особи с коротким язычком, с пучком длинных извилистых волосков на каллусе и без него, однако это единичные особи, безареальные формы.

Наибольшее фенетическое разнообразие этой группы мятликов наблюдается на южном побережье оз. Байкал, и особенно в Туве, что можно объяснить горным рельефом и расположением на стыке флористических областей.

Во *II* группе (*P. urssulensis*, *P. krylovii*) рассматриваемый признак особого таксономического значения не имеет, хотя допускается его наличие у *P. urssulensis*. Этот признак встречается у 35% исследованных образцов *II* группы (31 из 89) и у 32% исследованных *P. urssulensis*. Последний вид имеет как опушенную, так и голую ось колоска, длина язычка варьирует: он едва заметен либо достигает 1.5 мм, но на каллусе нижней цветковой чешуи обычно присутствует пучок волосков. По мнению Цвелева (1976), этот вид имеет гибридогенное происхождение, чем и объясняется столь высокий его полиморфизм. *P. krylovii* отличается от *P. urssulensis* по существу только отсутствием опушения каллуса нижней цветковой чешуи. Однако, несмотря на такой широкий размах варьирования признаков, 10 образцов (11%) не могут быть отнесены ни к *P. urssulensis*, ни к *P. krylovii*. Это полиморфные мятлики с длинным (превышающим 1.5 мм) язычком, как с голой, так и с опушенной осью колоска, как с пучком, так и без пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи.

Таким образом, в данной группе, очевидно, в силу былых и современных гибридизационных процессов нет строгой зависимости между признаками, виды еще недостаточно стабилизировались, границы ареалов не определились, что вызывает сомнения в видовом ранге *P. krylovii*.

В отличие от мезофильных видов *I* группы во *II* группе заметно преобладание растений с признаком опушенной оси колоска в восточной части Сибири, хотя и у южной границы России относительно велико число особей, несущих этот признак. Как и в мезофильной группе, наиболее разнообразное сочетание морфологических признаков у растений наблюдается на территории Тувы.

К *III* группе относятся 3 вида — *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. (ось колоска голая, пучок волосков на каллусе нижней цветковой чешуи развит нормально, язычок до 2 мм дл., нижние цветковые чешуи между жилками голые), *P. skvortzovii* Probat. (язычок до 1.5 мм дл., ось колоска опушена, пучок волосков на каллусе нижней цветковой чешуи развит нормально, нижние цветковые чешуи между жилками голые) и *P. filiculmis* Roshev. (язычок до 2 мм дл., ось колоска опушена, пучок волосков на каллусе нижней цветковой чешуи развит нормально, нижние цветковые чешуи между жилками опушены). В этой группе у 87 особей (46%) из 186 ось колоска была опушена, а у 99 особей (54%) этот признак не проявлялся. 44 особи (24% от общего числа исследованных образцов) по морфологическим признакам были отнесены к *P. skvortzovii*, 10 (15%) — к *P. filiculmis* и 86 (46%) — к *P. stepposa*. При этом у 44 особей (24% от числа изученных) сочетались признаки, присущие разным видам; из них 34 (77%) имели признак опушения оси колоска, а у 10 (23%) он не проявился. С другой стороны, к *P. skvortzovii* и *P. filiculmis* было отнесено 62% общего числа особей с опушенной осью колоска, а 38% особей морфологически отличались от ныне описанных видов. В группе растений с голой осью колоска положение более стабильное: 79% от их числа относится к *P. stepposa*. Таким образом, в *III* группе бóльшая часть «гибридов» (в данном случае особей неясной видовой принадлежности) имеет опушенную ось колоска, и среди особей, имеющих опушенную ось колоска, вдвое чаще, чем в группе особей с голой осью, встречаются такие, у которых сочетаются признаки различных видов.

III группа отличается значительно большей стабильностью и скоррелированностью признаков, чем *I* и *II* группы. Хотя процент особей со смешанными признаками в ней значителен, особенно среди мятликов с опушенной осью колоска, практически все они обладают одним и тем же набором признаков, сходны по габитусу, и остается только установить таксономический ранг этой формы.

В *III* группе обращает на себя внимание высокая концентрация особей с признаком опушенности оси колоска в восточной части ареала, где в основном

преобладает *P. skvortzovii* — восточноазиатский вид, не продвигающийся западнее 103° в. д. Самое большое разнообразие признаков у растений также отмечается на территории Тувы.

IV группа отличается наибольшим полиморфизмом, однако опушению оси колоска в диагнозах видов этой группы не придавалось особого значения. К *IV* группе относятся *P. botryoides* Trin., *P. attenuata* Trin., *P. daurica* Trin. и *P. argunensis* Roshev. Только у первых 2 видов отмечена голая ось колоска, у 2 других этот признак не отмечается (Рожевиц, 1934). Однако просмотр гербарных материалов показывает, что исследованные качественные признаки у видов этой группы не очень прочно связаны между собой и встречаются без связи с эколого-географическими условиями в самых разнообразных сочетаниях. Опушенная ось колоска одинаково часто встречается у всех видов этой группы (у *P. botryoides* — 77, у *P. attenuata* — 80, у *P. daurica* — 79%), однако географическая приуроченность этого признака у них различна. Если у *P. attenuata* и *P. dahurica* растения с этим признаком заметно тяготеют к Восточной Сибири, особенно к району оз. Байкал, то у *P. botryoides* они распространены более равномерно, лишь с малозаметным смещением к востоку, отсутствуют в Хакасии и большей части Бурятии. Что касается *P. argunensis*, то формы с опушенной и неопушенной осью колоска встречаются у этого вида одинаково часто (голая — 53, опушенная — 47%) и распространены практически равномерно по всему ареалу. Эти различия в распределении растений с изучаемым признаком у данных видов представляют интерес, потому что морфологически эти виды очень сходны и различаются лишь по одному-двум варьирующим качественным признакам. Морфологическое сходство этих видов настолько велико, что встал вопрос о более тщательном их изучении для подтверждения видовой самостоятельности.

Таким образом, можно заключить, что в *IV* группе в целом слабо проявляются изменения в распространении особей с опушенной осью колоска, лишь едва заметно увеличение их числа к востоку.

Анализ распространения растений с опушенными члениками оси колоска показывает, что этот признак встречается во всех 4 группах, однако он распределен в них по-разному: сначала с нарастанием ксероморфности частота встречаемости особей с этим признаком увеличивается, затем в наиболее ксероморфной группе резко падает (рис. 1, *2*). На основании этого можно считать, что признак опушения оси колоска не столько связан с адаптацией к аридным условиям, сколько обусловлен генетически.

Географическое распространение растений с этим признаком показывает, что с увеличением ксероморфности видов увеличивается их концентрация в восточной части ареала. Наибольшее фенетическое разнообразие во всех группах отмечается на территории Тувы.

Другим важным морфологическим признаком секции *Stenopoa* является длина язычка верхнего листа (рис. 1, *3*). Особенное значение этот признак имеет среди мезоморфных мятликов, причем не только диагностическое, но и филогенетическое.

В *I* группе представлены особи как с коротким язычком, до 1.4 мм (*P. nemoralis*), так и с длинным, более 2 мм (*P. palustris*). Однако 16% исследованных образцов занимают промежуточное положение между этими 2 видами. Наибольшее распространение имеет форма с длинным язычком и опушенной осью колоска, встречающаяся по всей Сибири. Формы с коротким и средним язычком и голой осью встречаются значительно реже. Еще реже встречается форма с коротким язычком, голой осью колоска и голым каллусом нижней цветковой чешуи.

Географически растения с этими признаками распределяются следующим образом: с коротким и средним язычком встречаются в Западной Сибири, Якутии и вдоль южной границы Российской Федерации.

Во *II* группе, включающей в себя гибридогенные *P. urssulensis* и *P. krylovii*, численно преобладают образцы с коротким и средним язычком (соответственно

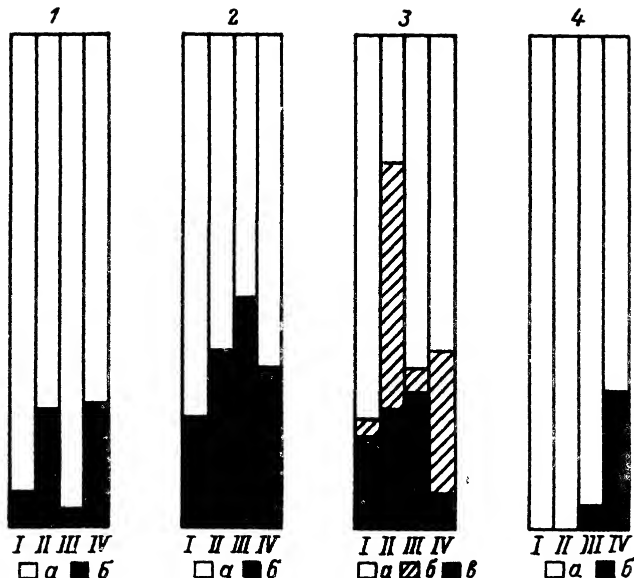


Рис. 1. Частота проявления состояний признаков в разных эволюционных группах мятликов секции *Stenopoa* на территории Сибири, %.

1 — пучок длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи (*а* — нормально развит, *б* — отсутствует); *2* — ось колоска (*а* — голая, *б* — опушенная); *3* — длина язычка (*а* — более 2 мм, *б* — от 1.5 до 2 мм, *в* — менее 1.4 мм); *4* — нижние цветковые чешуи между жилками (*а* — голые, *б* — опушенные). *I—IV* — группы мятликов, находящиеся на разных стадиях эволюции.

24 и 50%), с длинным — всего 26%. Соотношение между крайними и промежуточной формами почти полностью соответствует распределению Харди—Вайнберга, что, во-первых, является доказательством гибридогенной природы группы в целом, а во-вторых, доказательством того, что на этот признак практически не влияет естественный отбор. В диагнозах *P. urssulensis* и *P. krylovii* предусмотрен такой широкий размах варьирования изучаемых признаков, что бóльшая часть форм, возможных в этой группе, укладывается в рамки этих диагнозов.

В *III* группе, включающей в себя *P. stepposa*, *P. filiculmis* и *P. skvortzovii*, длина язычка имеет большое диагностическое значение. По этому признаку (помимо признака опушения оси колоска) различаются *P. stepposa* и *P. skvortzovii*. Как уже сообщалось, корреляция признаков в этой группе очень высокая, и бóльшая часть особей, у которых сочетаются признаки 2 видов, имеет длинный язычок и опушенную ось колоска. Поскольку *P. skvortzovii* распространен только в Восточной Сибири, а другие формы с укороченным язычком встречаются крайне редко, признак редукции язычка в этой группе смещен к востоку.

В *IV* группе, включающей в себя наиболее ксероморфные виды, длина язычка не имеет серьезного таксономического значения, так как этот признак сильно варьирует даже в пределах одной популяции. Все 3 типа этого признака отмечаются по всему ареалу *IV* группы видов, при этом заметной связи с другими диагностическими признаками не обнаруживается. В целом процентное соотношение между «короткоязычковыми» и «длинноязычковыми» особями во всех группах, за исключением *II*, сохраняется приблизительно на одинаковом уровне. Это позволяет предположить, что признак редукции язычка слабо контролируется естественным отбором и зависит главным образом от генетико-автоматических процессов. Распространение его по ареалу в широтном направлении относительно равномерное, с преобладанием у южных границ. В долготном же направлении он распространен по-разному. Если во *II* и в *IV* группах он распространен

относительно равномерно, то в *I* группе особи с коротким язычком преобладают в западной части ареала (за счет *P. nemoralis*), а в *III* — в восточной (за счет *P. skvortzovii*).

Представляет интерес изучение распространения такого признака, как наличие опушения между жилками нижних цветковых чешуй (рис. 1, *4*). Этот признак начинает проявляться только в *III* группе и имеет большое таксономическое значение. В *III* группе он характерен для *P. filiculmis*, имеющего хорошо очерченный ареал на северо-востоке материка и заходящего в Сибирь. От числа исследованных образцов *III* группы *P. filiculmis* составляет всего 5% (10 из 186 особей). В *IV* группе число особей с изучаемым признаком резко возрастает и из 240 особей 31% характеризуются этим признаком. Как известно, все ксероморфные мятлики *IV* группы, имеющие опушение между жилками нижней цветковой чешуи, автоматически относятся к *P. argunensis* (за исключением *P. reverdattoi* Rosh. — вида из родства *P. glauca*). Особи этой же группы, не имеющие опушения между жилками нижних цветковых чешуй, относятся к 3 видам — *P. botryoides* (низкогорные и степные растения более 35 см выс., с пучком длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи и шероховатым под метелкой стеблем), *P. attenuata* (высокогорные растения с гладким стеблем, не превышающим 35 см дл., с пучком волосков на каллусе нижней цветковой чешуи) и *P. dahurica* (обитает как в высокогорьях, так и в нижнем горном поясе, отличается от последнего вида отсутствием пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи).

В географическом отношении растения, несущие изучаемый признак, сконцентрированы в двух районах: западная раса — на Алтае, в Хакасии и Туве, восточная — главным образом в междуречье Шилки и Аргуни. В западной части концентрация растений с изучаемым признаком заметно меньше, а приблизительно от 96 до 112° в. д. они, за единственным исключением, не встречаются вообще, хотя условия для произрастания *P. argunensis* там вполне подходящие.

Большое число особей с этим признаком в восточной части ареала, а также наличие достоверной корреляции между опушением оси колоска и нижних цветковых чешуй между жилками (на уровне значимости 0.99) позволяют предположить, что данный признак был получен ксероморфными видами секции во время плейстоцена в северо-восточной части азиатского материка непосредственно в результате гибридизации с видами секции *Poa* (подсекция *Malacanthae*), имеющими оба эти признака, или через *P. glauca*. В литературе нередко встречаются упоминания о межсекционных гибридах *Stenopoa* × *Poa* в этом районе (Пробатова, Юрцев, 1984; Пробатова, 1985). В западной части ареала растения с этим признаком появились, видимо, в результате гибридизации с *P. glauca*, нередко несущим этот признак.

Проведенный анализ позволил установить тот факт, что проявление указанных признаков (включая признак наличия пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, рассмотренный ранее) не нарастает от группы к группе с увеличением ксероморфности, за исключением признака опушения нижних цветковых чешуй между жилками. Этот признак впервые проявляется в *III* группе, в *IV* группе число найденных растений с этим признаком резко увеличивается. Странным кажется снижение доли особей с опушенной осью колоска в *IV* группе по сравнению с *III*, в то время как до *III* группы их доля неуклонно повышалась. Примерно такая же картина наблюдается и в распределении особей с коротким язычком: до *III* группы их число повышается, а в *IV* группе резко падает. Однако возрастает доля особей со «средним» язычком; это, по-видимому, также свидетельствует о том, что гибридогенные процессы проявляются в этой группе сильнее, чем в *III*. Признак отсутствия пучка длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи проявляется также неравномерно — чаще в группах, в которых предположительно были более развиты

гибридизационные процессы, а именно во *II* и в *IV*. При этом в *I* группе, включающей в себя наиболее древние виды, он встречается чаще, чем в *III* (рис. 1). Однако это вовсе не означает, что данный признак присутствует у них с третичного времени. Вполне вероятно, что *P. palustris* и *P. nemoralis*, а также их гибриды (а у всех у них встречается форма с голым каллусом) могли обрести этот признак в более поздние геологические периоды.

Анализ показывает, что исследованные признаки находятся под слабым контролем со стороны естественного отбора и, по-видимому, не зависят от экологических условий. Учитывая это, среди них нельзя выделить абсолютно примитивные и подвинутые с точки зрения адаптивной эволюции признаки. До некоторой степени об уровне подвинутости может свидетельствовать лишь наличие опушения между жилками нижней цветковой чешуи, так как этот признак встречается у видов секции на более поздних этапах приспособительной эволюции. Об уровне подвинутости могут свидетельствовать лишь те признаки, которые изменяются с увеличением ксероморфности: расположение верхнего узла на стебле; отношение длины влагалища верхнего листа к длине влагалища второго сверху листа; длина и ширина листовых пластинок; соотношения между длиной метелки, ее шириной и длиной ее наибольшей веточки.

Проведенный анализ секции *Stenopoa* дает основание считать, что существующее деление секции на ряды *Palustres* Roshev. и *Stepposae* Roshev. (Рожевиц, 1934), а также предложенное Е. Н. Поярковой (1965) разделение на 2 подсекции — *Nemorales* H. Pojark. и *Steriles* H. Pojark. — не могут быть признаны филогенетически обоснованными, так как в результате в один ряд (секцию) попадают *P. nemoralis* и *P. palustris* — безусловно, наиболее древние, но не близкородственные виды. По мнению Цвелева (1964), *P. nemoralis* является наиболее древним видом секции, и с этим нельзя не согласиться. *P. palustris* — тоже достаточно древний мезоморфный мятлик, приуроченный в отличие от лесного *P. nemoralis* к луговым местообитаниям. Но хотя луга и являются ценозами — производными от лесных, выводить *P. palustris* непосредственно из *P. nemoralis*, по-видимому, нет оснований. Такие признаки, как опушение оси колоска и длина язычка, не зависят от экологических условий и не могли измениться при переходе растений из лесов на луга.

Учитывая вышеизложенное, можно предположить следующую схему (рис. 2) эволюционных взаимоотношений в секции *Stenopoa* (без *P. glauca* s. l.).

В системе мятликов секции *Stenopoa* можно выделить 2 филемы: одна берет начало от *P. nemoralis*, а другая — от *P. palustris*. В настоящее время *P. nemoralis* и *P. palustris* широко распространены почти по всему северному полушарию, однако *P. nemoralis* распространен несколько у́же. Относительно редко (по сравнению с *P. palustris*) встречаясь на территории Западной Сибири, он практически исчезает в Восточной, сохраняясь на Хамар-Дабане едва ли не в реликтовом состоянии. По мнению некоторых авторов (Butters, Abbe, 1947; Цвелев, 1974б), *P. nemoralis* отсутствует в природной флоре Америки, будучи интродуцированным там. По всей сибирской части ареала широко распространены гибридные формы, в большинстве своем приближающиеся к *P. palustris*. На протяжении своего ареала *P. nemoralis* образует несколько в разной степени стабилизировавшихся морф. Цвелев (1976) приводит для территории СССР 6 подвидов этого вида. Кроме того, Б. В. Куваев (1987) приводит для Приполярного Урала и Арктической Сибири *P. subpolaris* Kuvajev.

Из приведенных в литературе данных (Хромосомные ..., 1969) следует, что у *P. nemoralis* хромосомные числа более разнообразны и содержат более высокохромосомные расы (2n — 47—49, 56, 70), которые не встречаются у *P. palustris*; из этого можно заключить, что *P. nemoralis*, являясь, может быть, и более древним, чем *P. palustris*, в своем развитии продвинулся дальше последнего. Что касается второй ветви развития, *P. palustris* пока не поддается более или

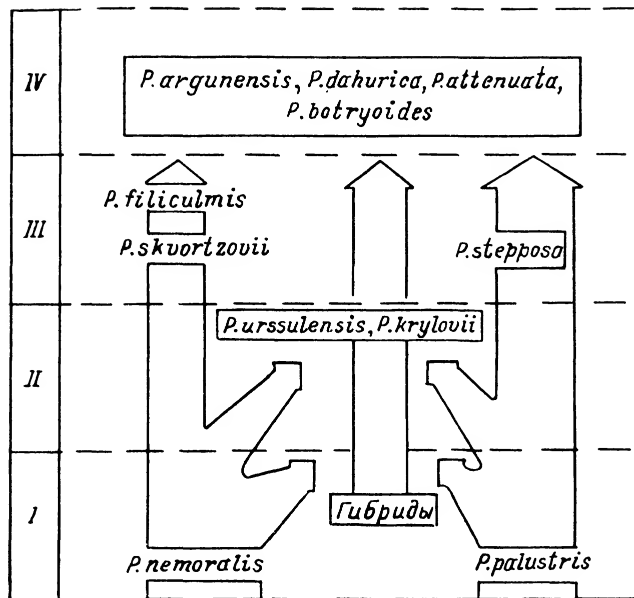


Рис. 2. Схема предполагаемых взаимоотношений между видами секции *Stenopoa* (без *Poa glauca*) в Сибири.

I—IV — ступени эволюции.

менее удовлетворительному внутривидовому разделению. Цвелев (1976) указывает только один подвид этого в высшей степени полиморфного вида — subsp. *volhynensis* (Klok.) Tzvel., обитающий в Карпатах и Приднепровье.

Н. С. Пробатова (Соколовская, Пробатова, 1968) отмечает, что эволюция мятликов этой секции проходила на оптимальном тетраплоидно-гексаплоидном уровне, который позволяет видам широко вступать в дальнейшие гибридизационные отношения. Сложная геологическая история Сибири также способствовала широкому развитию гибридизационных процессов в секции. Цвелев (1966, 1972, 1987) неоднократно подчеркивал большую роль гибридизационных процессов в эволюции мятликов. Уже на *I* ступени мезоморфные *P. nemoralis* и *P. palustris*, гибридизируя, дали целый ряд форм, часть из которых осталась на *I* ступени, а часть, приспосабливаясь к усиливающейся сухости климата, продвинулась на *II* ступень. В настоящее время эти формы распространены достаточно широко и известны как *P. urssulensis* и *P. krylovii*. Часть *P. nemoralis* в связи с общей аридизацией климата продвинулась на *III* ступень. Некоторые из приведенных Цвелевым (1976) подвидов *P. nemoralis* могут отличаться по степени ксероморфности от *P. nemoralis* s. str., но *III* ступени достигает только *P. skvortzovii*. Ни в Европе, ни в Западной и Приенисейской Сибири нет родственных видов, стоящих с ним на одной ступени развития. Можно предположить, что *P. skvortzovii* сформировался как элемент плейстоценового флористического комплекса (Юрцев, 1962) из лесных *P. nemoralis* первоначально как обитатель каменистых, а затем и остепненных травянистых склонов. Ксерофильным дериватом *P. palustris*, достигшим *III* ступени развития, на территории Сибири является *P. stepposa*. Цвелев рассматривает его в качестве одного из 7 подвидов *P. versicolor* s. l.

Дальнейшее усиление сухости климата в плейстоцене способствовало появлению видов *IV* ступени — *P. botryoides*, *P. attenuata*, *P. argunensis*, *P. dahurica*. Эти виды представляют собой сложный гибридогенный комплекс. В его

формировании приняли участие как *P. stepposa*, *P. skvortzovii*, так и, по-видимому, еще более ксерофилизировавшиеся гибриды родства *P. urssulensis*. Дальнейшая гибридизация всех этих форм между собой существенно затуманила картину филогенеза, однако более детальное изучение этой группы должно помочь хотя бы приблизительно очертить границы существующих видов.

Выводы

1. Признаки опушения оси колоска и длины язычка не обнаруживают непосредственной связи с адаптацией видов к ксерическим условиям, их проявление связано в основном с особенностями генотипа видов.

2. Отмечается определенная географическая приуроченность растений, несущих отдельные признаки. Так, опушение члеников оси колоска и нижних цветковых чешуй свойственно в основном растениям Восточной Сибири. Особенно это заметно в ксероморфных группах.

3. Наибольшее фенетическое разнообразие видов секции в целом отмечается на территории Тувы.

4. Сопоставление изменчивости признаков показало, что бóльшими вариабельностью и разбалансированностью признаков отличаются *II* и *IV* группы. Это можно, по-видимому, объяснить гибридизационными процессами, сопровождавшими их образование.

5. Из исследованных видов наиболее стабильными являются *P. palustris* (*I*), *P. stepposa*, *P. skvortzovii* (*III*) и *P. nemoralis* (*I*), хотя последний претерпел некоторые изменения под влиянием *P. palustris* и, по-видимому, представляет собой гибридогенный комплекс. Остальные виды очень полиморфны.

6. Применение феногеографических методик при исследовании сложных в систематическом отношении групп позволяет получать полезную информацию о генетических связях и таксономической структуре видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кувaев В. Б. Новые виды *Poa* L. и *Elytrigia* Desv. (*Poaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 18—21. — *Олонова М. В.* К изучению мятликов секции *Stenopoa* в Сибири // Сиб. биол. журн. 1992. № 3. С. 51—56. — *Пояркова Е. Н.* Мятлики флоры Украинской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1965. 15 с. — *Пробатова Н. С.* Мятликовые или Злаки — *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89—382. — *Пробатова Н. С., Юрцев Б. А.* Новые таксоны семейства *Poaceae* с северо-востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 688—692. — *Рожевиц Р. Ю.* Злаки // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 1—778. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 11. С. 1536—1555. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 12. С. 1737—1743. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 278 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Цвелев Н. Н.* Род *Poa* L. // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1964. Т. 2. С. 112—162. — *Цвелев Н. Н.* Об эколого-географических расах в семействе злаков (*Gramineae*) и их таксономическом ранге // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1099—1108. — *Цвелев Н. Н.* О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 5—16. — *Цвелев Н. Н.* О направлениях эволюции вегетативных органов злаков // Бот. журн. 1974а. Т. 59. № 9. С. 1241—1253. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Gramineae* Juss. (*Poaceae* Barnh.) — Злаки // Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974б. Т. 1. С. 95—220. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 75 с. (Комаровские чтения. Т. 37). — *Юрцев Б. А.* О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 3. С. 317—336. — *Яблоков А. В.* Популяционная

морфология как новое направление в популяционных и эволюционно-морфологических исследованиях // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 5. С. 649—659. — *Butters F. R., Abbe E. C.* The genus *Poa* in Cook Country, Minnesota // Rhodora. 1947. Vol. 49. P. 1—20.

Томский государственный университет Получено 26 X 1992

УДК 582.736(798) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 9

Б. А. Юрцев

OXYTROPIS TANANENSIS — НОВЫЙ ВИД СЕКЦИИ *BAICALIA* (*FABACEAE*) ИЗ ВНУТРЕННИХ РАЙОНОВ ВОСТОЧНОЙ АЛЯСКИ

B. A. YURTZEV. *OXYTROPIS TANANENSIS*, A NEW SPECIES OF SECTION *BAICALIA (FABACEAE)* FROM THE INTERIOR OF EASTERN ALASKA

Описан новый гибридогенный вид из секции *Baicalia* Bunge с сочетанием признаков представителей секции *Baicalia* (*O. splendens* Dougl. — растение прерий) и *Orobia* Bunge (виды комплекса *O.* agg. *campestris* (L.) DC.: *O. hyperborea* Pors. и др.). Пока известны отдельные, сильно разобщенные реликтовые популяции со степных склонов межгорных котловин Восточной Аляски; выявлена и более мезоморфная модификация с осветленных травяных прогалин тополево-осиновых рощ, окружающих степные колонии. По наблюдениям автора охарактеризованы условия произрастания вида в типовом местонахождении (в месте слияния рек Тананы и Дельты). Кратко обсуждается вероятная палеогеографическая обстановка формирования и расселения гибридогенного вида.

13 IX 1990, находясь на Аляске в научной поездке по приглашению Аляскинского Четвертичного Центра при Музее Университета Аляски (г. Фэрбэнкс, США), я принял участие в ботанической экскурсии в район слияния р. Дельты и крупного левого притока Юкона — р. Тананы, берущих начало на северных склонах Аляскинского хр. Моими гидами были американские ботаники проф. David F. Murray и д-р Barbara Murray.

В районе слияния двух рек я ознакомился с интересным представителем рода *Oxytropis,* массово произрастающим на слабо наклоненных к югу, нависающих над отвесными скалами реликтовых степных участках. Растение, собранное в состоянии плодоношения, привлекало внимание своим ксероморфным обликом, в частности плотным серебристо-седым опушением листьев, цветоносов, прицветников и чашечки (из смеси прижатых и полуоттопыренных белых волосков) и, главное, регулярной мутовчатостью серповидных, ковнутри свернутых листочков (по 3—4 или в полумутовках по 2—3) — диагностическим признаком секции *Baicalia* Bunge. 19 VIII 1992 нам удалось собрать то же растение на тех же степных участках одновременно в плодах и цветках (бледно-желтых, с неярким лиловым пятном близ верхушки лодочки), что указывало на определенное родство с циклом форм *O.* agg. *campestris* (L.) DC. из секции *Orobia* Bunge. Просмотр ранее собранных коллекций Музея Университета Аляски показал, что более мезоморфная форма того же растения собиралась несколько ранее (1984—1985 гг.; см. далее перечень паратипов) в фазе цветения в том же пункте по соседству, но на прогалинах среди осиново-тополевой кустарниково-травяной рощи крутого восточного склона (правобережье р. Тананы); это же растение собрано и мною 19 VIII 1992. Оно трактуется здесь как форма (f. *sylvicola),* так как не отличается от степной формы по другим признакам, кроме общей большой высоты, крупных широких плоских ланцетно-продолговатых листочков с менее плотным опушением, пожалуй, также более яркого темного пятна близ верхушки лодочки. Та же форма собрана и несколько северо-восточнее — на песчаных дюнах (междуречье Rosa Creek—Keystone Creek). Серии вполне типичных образцов степной формы известны из долины р. Поркьюпайн (Porcupine) на северо-востоке Аляски (четыре пункта, сборы R. Howenstein и J. Borron) и из верховий р. Юкон в пределах канадской пров. Юкон, во всех

случаях — с реликтовых степных склонов. Не вполне типичные образцы (в том числе, возможно, гибридные) собирались также несколько юго-восточнее места слияния рек Дельты и Тананы (песчано-галечная пойма р. Джерстл), в глубоких горных долинах Южной Аляски, отгороженных высокими горами от тихоокеанского побережья (Jim Lake; Chitina River), и на Юконском плато в среднем течении р. Юкон (вблизи границы с Канадой), на крутых степных южных склонах (в двух последних пунктах — наши сборы 1981 г.).

Как отмечалось выше, у интересующего нас остролодочника обнаружена комбинация признаков представителей 2 близких секций — *Baicalia* (*Oxytropis splendens* Dougl.) и *Orobia* [*O.* agg. *campestris*: *O. hyperborea* Pors., отчасти *O. varians* (Rydb.) Schum. и *O. leucantha* (Pall.) Bunge emend. Welsh subsp. *tschukotcensis* Jurtz.].

O. splendens — типичное растение прерий, проникшее также в крупные очаги остепнения в восточной части бассейна р. Юкон и в истоках р. Тананы (Hultén, 1968); пересечение его ареала с ареалом желтоцветкового мутовчатого остролодочника отмечается в среднем течении р. Поркьюпайн, в верховьях р. Юкон и в долине р. Читны (однако исследовать образцы *O. splendens* из этих районов я не имел возможности). От тананского растения отличается темно-розовым или красным (до светло-пурпурового; иногда синеватым, в засохшем состоянии — фиолетовым: Barneby, 1952; Hultén, 1968) венчиком; цветками в густых цилиндрических кистях; чашечкой с длинными зубчиками (2—4 мм, а не 1—2 мм); едва выемчатым наверху (а не почти двулопастным) флагом венчика; бобами нередко с развитой спинной перегородкой, обычно более вытянутыми; как правило, хорошо развитым жестковатым оттопыренным светлым (желтоватым) опушением черешков и оснований стрелок; более плотным опушением прилистников. Вид принадлежит к амфиберингийской подсекции *Inaequiseptatae* Jurtz.; ближайшие (также степные) виды из Северо-Восточной Азии: *O. incana* Jurtz. (бассейн р. Яны), *O. scheludjakoviae* Karav. et Jurtz. (бассейны рек Индигирки и Колымы), *O. schmorgunoviae* Jurtz. (бассейны рек Колымы, Гижиги, а также Пинейвеем на Западной Чукотке) (Юрцев, 1964а, б, 1986а).

Таксономия североамериканских бело- и желтоцветковых остролодочников из секции *Orobia* в настоящее время остается весьма запутанной, чему способствовала трактовка их многими авторами флоры Северной Америки (например, Barneby, 1952; Welsh, 1967; Hultén, 1968) в качестве разновидностей или подвидов западноевропейского вида *Oxytropis campestris* (L.) DC., полностью отсутствующего не только в Северной Америке, но и в Азии. Существующая на северо-западе Северной Америки ситуация подробнее рассмотрена мною в обработке рода для «Арктической флоры СССР» (Юрцев, 1986а : 118—119).

Широко распространенный на северо-востоке Азии вид *O. leucantha* (с 3 подвидами) замещен в континентальных гористых районах Центральной, Восточной и Южной Аляски по крайней мере 3 близкими видами, отличающимися от рас *O. leucantha* светло-желтым (а не кремово-белым) венчиком, более узкими пластинками частей венчика, а 2 вида — *O. varians* и *O. hyperborea* — еще и нередким присутствием примеси мутовчатых листочков у части особей некоторых популяций. *O. hyperborea,* описанный из Арктики (дельта р. Маккензи), с более густым жестковатым опушением и плотными кистями сходен с *O. leucantha* s. l. присутствием темно-лилового пятна у верхушки лодочки; у *O. varians, O. jordalii* Pors. (хр. Брукса) и *O. gracilis* (Nels.) Schum. из более южных районов Кордильер и области прерий темное пятно на лодочке отсутствует или слабо выражено (одного тона с общей окраской, но несколько темнее). У *O. gracilis,* как правило, отсутствуют бесцветные булавовидные придатки по краю прилистников, прицветников и на оси при основании листочков, свойственные *O. hyperborea* и *O. varians,* а также *O. leucantha* s. l.

Описываемый далее таксон *O. tananensis* Jurtz. sp. nov. с регулярной мутовчатостью листочков всех листьев всех особей по окраске венчика близок к

O. hyperborea, хотя яркость темного пятна у верхушки лодочки варьирует, и у степной популяции, из которой выбран тип, она невелика (но у f. *sylvicola,* собранной поблизости на травяной прогалине в лесу, пятно на лодочке темно-лиловое). От *O. varians* и *O. hyperborea,* помимо регулярной мутовчатости листочков, новый таксон отличается также отсутствием булавовидных бесцветных придатков на прилистниках, оси листа и прицветниках.

Ареал нового, несомненно, гибридогенного вида целиком включен в ареал комплекса *O. hyperborea—O. varians,* а на восточном фланге смыкается (с небольшим перекрытием) с ареалом *O. splendens.* Приуроченностью тананского остролодочника к реликтовым степным склонам объясняются (и обусловливаются) прерывистость ареала и его реликтовый характер, а также значительная межпопуляционная изменчивость. Этот вид тяготеет к межгорным котловинам и внутренним плато Восточной Аляски с их резко континентальным климатом. Фоновые растительные формации внутренней Аляски, относящиеся к континентальным вариантам подзоны северной тайги, чужды экологии вида; в отдельных случаях он селится на песчаных дюнах и песчано-галечниковой пойме в сериальных группировках с ослабленной конкуренцией.

Несмотря на то что такой диагностический признак, как облигатная мутовчатость листочков, заставляет относить новый вид к секции *Baicalia,* признаков другого партнера гибридогенной комбинации из секции *Orobia* (*O.* agg. *campestris*) у него все же больше; в некоторых районах совместного произрастания тананского остролодочника и желтоцветковых рас названного агрегата, по-видимому, имеет место их интрогрессивная гибридизация. О том, что в прошлом эти процессы могли происходить во многих континентальных районах Аляски, вероятно, свидетельствует факультативная (частичная) мутовчатость листочков в ряде популяций *O. varians* и *O. hyperborea.* О наличии возвратных скрещиваний между тананским остролодочником и *O. splendens* данных пока нет, но поиск таковых в районах налегания ареалов обоих растений вполне оправдан. Интересно, что у северовосточноазиатских рас *O. leucantha* мутовчатость листочков составляет редчайшее исключение (Юрцев, 1986а; Кучеров, 1993), хотя и здесь имеются свои виды из секции *Baicalia.*[1] Вполне вероятно, что формирование в прошлом описываемого здесь гибридогенного таксона облегчило проникновение фактора мутовчатости листочков в популяции северо-западноамериканских желтоцветковых видов из секции *Orobia.*

Oxytropis tananensis Jurtz. sp. nov. (sect. *Baicalia* Bunge).

Planta 11—25(40) cm alta, sericeo-incana vel sericeo-viridiuscula, pilis albis adpressis rigidiusculis copiosis, longioribus patentibus immixtis. Radix crassa necnon longa, atrofusca atrobrunneave. Caudex multiceps, caudiculis crassis congestis, reliquiis fuscis scaporum petiolorumque tectis. Folia, sicut scapi, erecta, 7—17(27) cm lg. Foliola verticillata, verticillis 6—11(14) in folio, paulo remotis, terna-quaterna, superna et inferna interdum subopposita, vel in subverticillis bina-ternata, linearia, lineari-lanceolata, lanceolata vel oblongo-elliptica, recta vel rarius falcata, convoluta vel subplana, acutiuscula, plus minusve patentia, 5—11(20) mm lg., 1—2.5 (ad 4) mm lata. Petioli pilis albis copiosis adpressis et subpatentibus dense tecti, quam folii axis breviores, quam scapi subduplo tenuiores. Stipulae petiolo alte adnatae, in parte libera anguste lanceolatae, longe acuminatae, albo-membranaceae, nervo unico viridi vix ramoso, extus laxe vel subdense adpresse albo-pilosae. Scapi plerumque foliis valde longiores, rarius eis plus minusve subaequilongi, erecti vel basi plus minusve arcuati, ad basin incrassati, firmi, pilis albis adpressis subpatentibusque

[1] На северо-востоке Азии факультативная мутовчатость отмечается во многих популяциях криоксерофильных красноцветковых видов из секции *Orobia*: *O. vassilczenkoi* Jurtz. subsp. *substepposa* Jurtz., *O. uschakovii* Jurtz. В Северной Америке (Британская Колумбия, Скалистые горы) она обнаружена у представителя того же ряда — *O. davisii* (Welsh) Jurtz. (Юрцев, 1986а : 97).

dense tecti, sub racemo interdum nigris brevibus adpressis immixtis. Inflorescentia capitata, ovalis vel breviter elliptica, plus minusve densa, frutiferi elongata, floribus (8)12—16, sursum oblique inclinatis vel subpatentibus. Bracteae quam calyx cum pedicello breviores, herbaceae, lineares, longe acuminatae, extus albosericeae, (4)5—8(10) mm lg. Calyx tubuloso-campanulatus, albopilosus, plerumque pilis nigris brevibus adpressis admixtis, tubo (4)5—6 mm lg., pallido-membranaceo, dentibus herbaceis, saepius inaequalibus, (0.7)1—2(2.5) mm lg., quam tubus 3—4-plo brevioribus. Corolla (in vivo necnon in sicco), praeter carinae apicem lilacinum vel pallide lilacinum, viridiusculo-flavescens. Vexillum 13—15 mm lg., lamina oblonga, in unguem latum sensim transienti, apice subbilobata. Alae quam vexillum breviores, lamina haud lata, ungue aequilonga, apice oblique emarginata, auricula ca. 2 mm lg. Carina quam alae brevior angustiorque, lamina oblonga, ungue aequilonga, mucrone 0.7—1 mm lg., triangulari-subulato. Legumina ovoidea vel ovoideo-oblonga, rigide membranacea, albosericea, pilis nigris admixtis, stipite crassiusculo ca. 1 mm lg., in rostro brevi abrupte angustata, utrinque profunde sulcata, dissepimento ventrali lato, dorsali nullo vel subnullo. Semina 1.6—1.8 mm in diam., reniformia, brunnea.

Habitat in vallibus necnon depressionibus intermontanis Alaskae interioris et partium adjascentium prov. Yukon in decliviis australis siccis stepposis necnon in sylvis frondosis collucatis adjascentibus (forma *sylvicola* — robustior, foliolis majoribus latioribusque, planis).

Typus: «Alaska. Big Delta Quad.: Bluff above confluence of Delta and Tanana Rivers. 64°10′ N, 145°50′ W, 300 m s. m. Upper parts of the gentle S-facing slope (above cliffs), the *Artemisia frigida—Carex filifolia—Koeleria cristata* steppe, common enough. 19 August 1992, N 11 283, fl. et fruct., B. A. Yurtsev, D. F. Murray» (ALA; isotypus — LE).

Affinitas: *O. splendens* Dougl. proximus, sed corolla, praeter carinae apicem lilacinum vel pallide lilacinum, viridiusculo-flavida (haud atrorosea), vexilli lamina angustiore, subbilobata, calycis dentibus brevioribus, leguminibus dissepimento dorsali nullo vel subnullo, stipulis uninervibus, laxe adpresse pilosis ab ea differt. A speciebus ex affinitate *O. leucanthae* (Pall.) Bunge (emend. Welsh)—*O. hyperboreae* A. Porsild foliolis foliorum totorum constanter verticillatis (nec totis vel subtotis oppositis), stipulis et foliorum axibus processis clavatis decoloratis carentibus facile distinguitur.

Species nostra, ut probabiliter, hybridogena est, inter *O. splendens* e sect. *Baicalia* et *O. hyperborea* Pors. s. l. e sect. *Orobia* Bunge intermedia.

Paratypi (паратипы): Alaska. Big Delta Quad.: Bluff above confluence of Delta and Tanana Rivers. 64°10′ N, 145°50′ W, 300 m s. m. Gentle south-facing slope above cliffs, common in steppe. 13 IX 1990, fruct., B. Yurtsev, D. Murray (topotypus!); там же, in clearing among forest, E-facing slope, 19 VIII 1990, fl., B. Yurtsev (f. *sylvicola*); там же, 20 VI 1984, fl., T. Kelso, C. Dawe (f. *sylvicola*); там же, steppe meadow, 20 VIII 1985, fl. et fruct., N 8971, D. Murray, T. Kelso (f. *sylvicola*); Big Delta Quad.: Rosa Cr.-Keystone Cr., sand dune area, 64°22′ N, 146°08′ W, 460 m s. m., steep S-facing slope of ancient dune, 9 VII 1985, fl., N 85-12, A. Batten, C. Judy; Collen Quad.: Porcupine River, 67°24′ N, 141°05′ W, 300 m s. m., SSE-facing bluff 22°. Xeric, 60 m from river. Site 2. 27 VI 1982, N 40, fl., R. Howenstein, J. Borron; там же, 67°20′ N, 141°19′ W, 300 m s. m., E-facing bluff 27°. Xeric. Very unstable. Old burnt site. Site 7. 4 VII 1982, fl., они же; там же, 67°11′ N, 141°58′ W, ca. 300 m s. m., SE-facing bluff 29°. Xeric. Unstable. Site 12. 8 VII 1982, N 193, fl., они же (f. *tananensis*); Black River Quad.: там же, 66°59′ N, 142°58′ W, ca. 250 m s. m. S-facing bluff 14—29°. Xeric. Unstable. Site 20. 13 VII 1982, fl., N 262, они же (f. *tananensis*); Yukon Territory. Tantalus Butte at Carmacks on Dawson—Whitehorse road, 62°07′ N, 136°16′ W, open, W-facing prairie slope at about 2400′, 9 VIII 1960, fruct., N 27976, J. A. Calder, I. Kukkonen.

Нетипичные образцы (возможно, гибридного происхождения; не включены в промеры): Anchorage Quad.: Jim Lake area, 61°33′ N, 148°57′ W, 50 m s. m.,

outcrop on steep S-facing slope at N end of lake, 2 VII 1980, fl. et defl., N 80-123, A. Batten, P. Reed (стрелки равны листьям, до 6 листочков в мутовке; венчик желтоватый, с бледным пятном); Mt. Hayes Quad.: Gerstle R., 63°50′ N, 144°50′ W, 1200 ft., floodplain succession, on well drained, sandy gravel, assoc. with young white spruce, *Eleagnus*, 11 VII 1956, fl., fruct. immat., N 551A, G. Argus (более или менее типичен, но листья равны стрелкам); Eagle Quad.: Mile 109, Taylor Highway, 64°17′ N, 141°25′ W, ca. 610 m s. m., dry rocky bluff formed by road cut, 10 VII 1981, fl., N 6262, A. Khokhryakov, B. Yurtsev, D. Murray (отличается очень короткими зубчиками чашечки, парус 16 мм дл.); Valdes Quad.: Chitina Village, confluence of Chitina River and Copper River, bluff on W bank of Copper River, 61°30′ N, 144°25′ W, 214 m s. m., N 6207, fl., они же (обильны оставшиеся стрелки и черешки, листья более или менее уплощенные, довольно крупные, венчик желтый, с неярким пятном).

Формирование *O. tananensis* как гибридогенного вида и его более или менее непрерывное расселение в континентальных районах Восточной Аляски могли происходить лишь при палеогеографической ситуации, существенно отличающейся от современной эпохи доминирования северотаежных лесных и болотных формаций в межгорных котловинах и горных долинах Аляски и Юкона. Такая обстановка (в последний раз) здесь выявлена в поздневисконсинское время — до 14 тыс. л. н. (Paleoecology of Beringia, 1982; Юрцев, 1986б), в криоксерический интервал позднего плейстоцена, возможно, совпавший с максимальным общеземным похолоданием климата. В настоящее время на крутых южных склонах в таежном поясе смогли удержаться лишь более термофильные элементы тундро-степных (существенно травяных) ландшафтов, которые на этих «солнцепечных» склонах находятся вне конкуренции господствующих мезоморфных и гидроморфных северотаежных комплексов; криоксерофиты сохранились в верхних поясах гор и в Арктике (Юрцев, 1984а, б).

Если *Oxytropis splendens* — типично степное и прерийное растение, то экологическая амплитуда любого из возможных его родителей из комплекса *O.* agg. *campestris* существенно смещена в сторону менее сухих условий, хотя и включает в себя степные южные склоны, где оба родителя могли образовать гибридную комбинацию. Показательно, что по крайней мере в ряде степных колоний, где растет *O. tananensis*, предполагаемые родители отсутствуют, а в менее сухие варианты лесостепных мезоландшафтов южных склонов проникает названный вид, образуя здесь габитуально отличающуюся f. *sylvicola.*

Обособленность *O. splendens* от близких степных видов из Северо-Восточной Азии и наличие тундровых производных, параллельно возникших в Азии (*O. sverdrupii* Lynge, *O. wrangelii* Jurtz.) и в Америке (*O. bellii* (Britt.) Palib.), свидетельствуют о том, что проникновение азиатского степного предка *O. splendens* на Аляску произошло в криоаридной обстановке не в самый последний цикл широкого осушения Берингийского шельфа. С последним циклом, вероятно, было связано расселение *O. tananensis* в восточной, более засушливой части неоледеневавших низкогорий, плато и долин Аляски и Юкона.

Существование степных и лесостепных «островков» среди тайги, а также степень их взаимной изоляции, помимо степени континентальности климата, во многом зависят от крутизны и экспозиции склонов в данной местности. В ориентированной субмеридионально долине р. Тананы крутые южные склоны с выходом некарбонатных осадочных пород имеются в основном лишь в местах впадения крупных притоков, и они сильно разобщены, однако сами степные колонии по флористическому составу принадлежат к числу наиболее богатых (Юрцев, 1984а). Степной остров при слиянии рек Дельты и Тананы, открытый недавно ботаником R. Howenstein, — один из самых оригинальных: по составу он резко отличается от ближайшей (свыше 20 км) степной колонии близ устья ручья Шоу, охарактеризованной мною ранее (Юрцев, цит. соч.), несмотря на сходный состав горных пород. На самых сухих местоположениях — полого на-

клоненной к югу окраине высокой цокольной террасы над обрывами высотой до 40 м и более — в степных сообществах доминируют обычный в большинстве колоний вид *Artemisia frigida* Willd., более нигде на Аляске не найденный вид *Koeleria cristata* L., а также характерный для субальпийских степей Северных Кордильер *Carex filifolia* Nutt., который на Аляске в нижнем поясе встречен только в этом пункте и в севернее расположенной долине р. Кобук (D. Murray, личное сообщение). Вместе с ними и растут местами в значительном обилии *Oxytropis tananensis*, а также *Potentilla pensylvanica* L., *Plantago canescens* Adams subsp. *septata* (Morris) Tzvel., светлоколосковый ксероморфный вид мятлика из секции *Stenopoa (Poa* sp.), полукустарничек *Erigeron caespitosus* Nutt.; в примеси нами был найден в 1992 г. *Carex duriuscula* C. A. Mey.

Ширина степной кромки варьирует от нескольких до 25—30 м, местами *Koeleria cristata* образует почти монодоминантный низкий травостой (на мысовидном выступе). В углублениях обрывистых склонов господство переходит к дернистому злаку *Calamagrostis purpurascens* R. Br., который усиливается также в тыловой части «степного карниза», в полосе низких зарослей из корнеотпрысковых побегов осины *Populus tremuloides* Michx. и шиповника *Rosa acicularis* Lindl., у опушки тополево (*Populus balsamifera* L.)-осиновой рощи с одиночными деревьями *Picea glauca* (Moench) Voss и густым ярусом стелющегося можжевельника *Juniperus sibirica* Burgsd., с ксеромезоморфными травами *Solidago multiradiata* Ait., *Artemisia laciniatiformis* Kraschen. и др. *Oxytropis tananensis* более обычен в открытой степи, но заходит и в микропояс *Calamagrostis purpurascens* с кустиками осины и шиповника и даже на осветленные прогалины во вторичном лиственном лесу.

Сама нестабильность флористического состава различных степных колоний, отмечавшаяся ранее и для степных сообществ Чукотки (Юрцев, 1981, 1986б; Yurtsev, 1982), свидетельствует о реликтовой, рефугиальной их природе и об известной случайности переживания различными степными видами в том или ином убежище периода голоценового потепления и увлажнения климата.

В заключение я считаю своим приятным долгом выразить искреннюю признательность администрации Аляскинского Четвертичного Центра при Музее Университета Аляски и Службы Национальных парков США (в особенности David M. Hopkins и Dale Taylor) за финансирование и организацию моих поездок на Аляску в 1990 и 1992 г., а также проф. David F. Murray и д-ру Barbara Murray, без всесторонней помощи которых в период моего пребывания на Аляске выполнение данной работы было бы невозможно. На заключительных этапах работа была поддержана Международным научным фондом, основанным G. Soros через посредство Российской академии естественных наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кучеров И. Б. Дополнения и уточнения к списку локальной флоры окрестностей Амгуэмского моста (Чукотка) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 126—134. — *Юрцев Б. А.* Конспект системы секции *Baicalia* Bge. рода *Oxytropis* DC. // Нов. сист. высш. раст. 1964а. Т. 1. С. 191—218. — *Юрцев Б. А.* Основные направления в эволюции остролодочников секции *Baicalia* // Бот. журн. 1964б. Т. 49. № 5. С. 634—648. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая характеристика степной растительности Внутренней Аляски // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 6. С. 743—752. — *Юрцев Б. А.* Лесостепные мезоландшафты южных склонов в северотаежных районах Восточной Аляски // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 7. С. 881—889. — *Юрцев Б. А.* Род 5. *Oxytropis* DC. — Остролодочник // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1986а. Вып. IX. Ч. 2. С. 61—146. — *Юрцев Б. А.* Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения. Владивосток: БПИ, 1986б. Вып. 33. С. 3—53. — *Barneby R. C.* A revision of the North American species of *Oxytropis* DC. // Proc. Calif. Acad. Sci. 4 ser. 1952. Vol. 27. N 7. P. 177—312. —

Hultén E. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford: Stanf. Univ. Press, 1968. 1008 p. — *Paleoecology* of Beringia / Ed. by D. M. Hopkins et al. N. Y.: Academ. Press, 1982. 489 p. — *Welsh S. L.* Legumes of Alaska II: *Oxytropis* DC. // Iowa St. Journ. Sci. 1967. Vol. 41. N 3. P. 277—303. — *Yurtsev B. A.* Relicts of the xerophyte vegetation of Beringia in Northeastern Asia // Paleoecology of Beringia. N. Y.: Academ. Press, 1982. P. 157—177.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 V 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(-925.15):582.29

З. С. Мырзакулова

ЛИШАЙНИКИ РОДОВ *CLADINA* И *CLADONIA* ЮЖНОГО АЛТАЯ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

Z. S. MYRZAKULOVA. LICHENS OF THE GENERA *CLADINA* AND *CLADONIA* FROM THE SOUTHERN ALTAI (THE EASTERN KAZAKHSTAN)

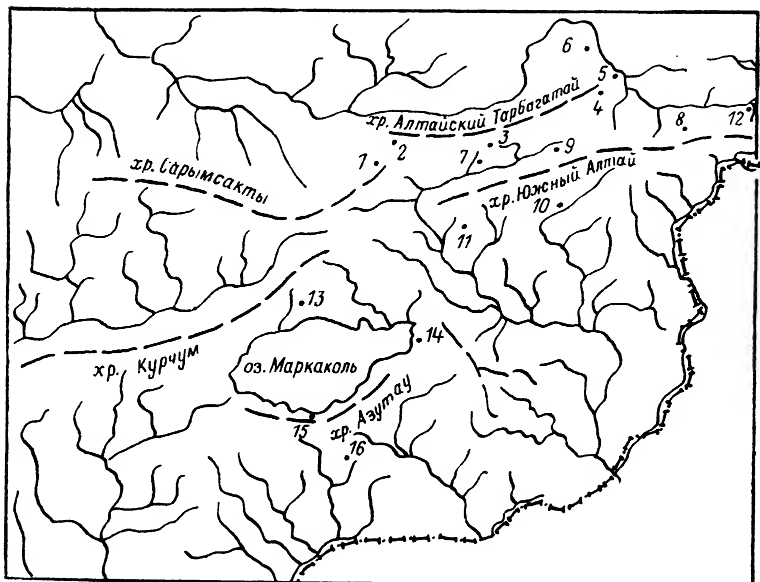
Приведен список лишайников родов *Cladina* и *Cladonia*, в котором насчитывается 32 вида; 12 из них являются новыми для Казахстана.

Южный Алтай, являющийся юго-западной частью Казахстанского Алтая, включает в себя хребты Нарымский, Курчумский, Азутау, Алтайский Тарбагатай, Сарымсакты, собственно Южный Алтай и Чиндагатуйский горный массив. В основном это среднегорья и высокогорья, расположенные на высоте до 2500—3500 м над ур. м. Геологическое строение района довольно разнообразное: преобладают сланцы, песчаники, конгломераты, алевролиты, кварцевые порфиры и их туфы, граниты, известняки. Климат Южного Алтая в основном зависит от высотной поясности, особенностей орографии и влияния влажных атлантических северо-западных ветров, приносящих осадки. В высокогорьях преобладает континентальный, более холодный, а в предгорьях — аридный климат. Годовая сумма осадков в зависимости от высотной поясности колеблется от 800—600 до 250—300 мм. Среднегодовые температуры воздуха отрицательные. Абсолютный максимум +29... +30°, абсолютный минимум −53... −55 °С (Крюгер, 1927; Казахстан, 1950; Очерки ..., 1950; Природные ..., 1978).

В растительном покрове района, как следствие его рубежного географического расположения, существует сочетание двух типов растительности — лесов и степей (Комаров, 1922). В зависимости от географического положения различаются: степи холмистых предгорий с обилием кустарников — жимолости, таволги, шиповников и бобовника *Amygdalus nana*; [1] горные степи на террасах и в котловинах; наиболее редко встречающиеся высокогорные степи (Павлов, 1948). Лесной пояс, начинающийся с высот 700—800 м над ур. м., в поймах рек и межгорных долинах образован видами березы, осины, ивы, рябины, лиственницы, ели и др. На склонах преобладают хвойные леса из лиственницы *Larix sibirica*, ели *Picea obovata*, сосны *Pinus silvestris*, пихты *Abies sibirica*, кедра *Pinus sibirica* с примесью кустарников. На высотах более 2000 м над ур. м. расположены субальпийские луга, а также кобрезиевые, моховые тундры с многочисленными каменистыми выходами и осыпями (Огуреева, 1980).

Ранее для Южного Алтая приводилось 27 видов из рода *Cladonia* (Андреева, 1978). При обработке материалов, собранных автором на Южном Алтае (см. рисунок), были найдены 6 видов лишайников из рода *Cladina* и 26 видов из рода *Cladonia*; из них 5 видов — новые для Южного Алтая (*Cladonia bacillaris*, *C. botrytes*, *C. cariosa*, *C. cornuta*, *Cladina mitis*), 2 — для Казахстанского Алтая

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).



Район исследований.

Хр. Сарымсакты: *1* — перевал Бурхат, 2200 м над ур. м. Хр. Алтайский Тарбагатай: *2* — перевал Бурхат, 2200 м над ур. м., *3* — Кара-Кабинская долина, *4* — окр. пос. Арчаты, *5* — пойма р. Бухтармы, *6* — окр. пос. Урыль. Хр. Южный Алтай: *7* — Кара-Кабинская впадина, *8* — окр. Арчатинской пограничной заставы, *9* — верховья р. Кара-Каба, *10* — пойма р. Арасан-Каба, *11* — окр. с. Бобровка, *12* — Чиндагатуйский массив. Хр. Курчум: *13* — окр. Маркакольского заповедника. Хр. Азутау: *14* — окр. пос. Урунхайка, *15* — окр. Маркакольского заповедника, *16* — Урунхайское седло.

(*Cladonia crispata, C. deformis*). Все они широко распространены в Голарктике, поэтому их присутствие в исследуемом районе вполне закономерно. Из 12 видов, являющихся новыми для Казахстана, 5 (*Cladonia macroceras, C. ochrochlora, C. phyllophora, C. sulphurina, Cladina arbuscula*) широко распространены в горах Русского Алтая и Монголии (Голубкова, 1981; Седельникова, 1990), поэтому находка их в Южном Алтае не явилась неожиданностью. В ботанико-географическом отношении представляют интерес редко встречающиеся в районе виды: *Cladonia grayi, C. humilis, C. ochrochlora, Cladina portentosa, C. tenuis. Cladonia humilis* — биполярный лишайник, ранее отмечавшийся только в Северной Аргентине и континентальной части Чили (Ahti, Kashiwadani, 1984; Ferraro, Ahti, 1987). *Cladina tenuis* — тоже довольно редкий вид, встречающийся в Восточной Азии и Северной Америке, в Прибалтике и Калининградской обл.

Далее приведен список лишайников с указанием пунктов сбора.

Сем. *Cladoniaceae* Reichenb.

Род *Cladonia* Hill ex Wigg.

1. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. 1823, Lich. Helvet. Spicil.: 34.

Гипоарктомонтанный, широко распространенный вид. Встречается от лесного пояса до альпийского.

Хр. Сарымсакты: перевал Бурхат, Альпийский пояс, 220 м над ур. м., ерниковая тундра, на почве, 19 VII 1987, № 197, 208. Хр. Алтайский Тарбагатай:

окр. пос. Урыль, северный склон, смешанный лес, на почве, 29 VII 1987, № 215. Хр. Южный Алтай: окр. с. Бобровка, пойма р. Кара-Каба, острые скалы, на почве, 13 VII 1987, № 184; окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, хвойный лес, на гнилой древесине, 27 VII 1987, № 210, 230; Горельник, смешанный лес, на древесине, 27 VII 1987, № 209, 229; пойма р. Арасан-Каба, 1300 м над ур. м., смешанный лес, на растительных остатках, 17 VII 1987, № 231. Хр. Азутау: окр. Маркакольского заповедника, северный склон, хвойный лес, на древесине, 11 VII 1987, № 133.

2. *C. bacillaris* (Ach.) Nyl. 1866, Lich. Lapp. Or.: 179.

Бореальный, редкий вид.

Хр. Южный Алтай: окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, смешанный лес, на древесине, 27 VII 1987, № 207.

Новый вид для Южного Алтая.

3. *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer. 1823, Lich. Helvet. Spic.: 21.

Арктоальпийский, нечасто встречающийся лишайник.

Хр. Южный Алтай: окр. с. Бобровка, 2100 м над ур. м., кедровый лес с примесью кустарников, на пне, 20 VIII 1986, № 188.

4. *C. borealis* Stenroos, 1989, Ann. Bot. Fennici, 26 : 158.

Биполярный вид, недавно выделенный из *Cladonia coccifera* (L.) Willd.

Чиндагатуйский массив: 2160 м над ур. м., северный склон, тундра, на почве, 31 VII 1986, № 190.

Новый вид для Казахстана.

5. *C. botrytes* (Hagen) Willd. 1787, Fl. Berol.: 365.

Бореальный, нередкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: юго-восточный склон, 2010 м над ур. м., хвойный лес, на древесине, 2 VII 1987, № 225, 416. Хр. Азутау: Урунхайское седло, северо-восточный склон, 1700 м над ур. м., пихтовый лес, на древесине, 12 VII 1987, № 432.

Новый вид для Южного Алтая.

6. *C. cariosa* (Ach.) Spreng. 1827, in Linn. Syst. Veg. 4 : 272.

Бореальный, часто встречающийся лишайник.

Хр. Южный Алтай: р. Арасан-Каба, смешанный лес, на растительных остатках, 17 VII 1987, № 220. Чиндагатуйский массив: на границе с Русским Алтаем, у р. Мурак, 1900 м над ур. м., кустарниково-лиственный лес, на песчаной почве, 28 VII 1986, № 431.

Новый вид для Южного Алтая.

7. *C. carneola* (Fr.) Fr. 1831, Lich. Europ. Ref.: 233.

Бореальный, редко встречаемый лишайник.

Хр. Алтайский Тарбагатай: северо-западный склон, окр. пос. Арчаты, хвойный лес, на гнилой древесине, 25 VII 1987, № 182.

8. *C. cenotea* (Ach.) Schaer. 1823, Lich. Helvet. Spic.: 35.

Бореальный, часто встречающийся вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: Кара-Кабинская долина, юго-восточный склон, 2010 м над ур. м., хвойный лес, на гнилой древесине, 2 VII 1987, № 226, 417. Хр. Южный Алтай: Горельник, 1300 м над ур. м., хвойный лес, на гнилой древесине, 27 VII 1987, № 177, 223; Крутой яр, хвойный лес, на пне, 25 VII 1987, № 205. Хр. Азутау: окр. пос. Урунхайка, возле ручейка, на древесине, 10 VII 1987, № 224.

9. *C. coccifera* (L.) Willd. 1787. Fl. Berol.: 361.

Бореальный, редко встречающийся вид.

Наш образец отличается профилирующими, с многочисленными филлокладиями подециями.

Чиндагатуйский массив: по побережью р. Чиндагатуй, 1780 м над ур. м., смешанный лес, на гнилой древесине, 28 VII 1986, № 427.

10. *C. coniocraea* (Flk.) Spreng. 1827, in Linn. Syst. Veget. 4 : 272.

Бореальный, довольно часто встречающийся вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: северо-западный склон, окр. Арчатинской пограничной заставы, хвойный лес, на гнилой древесине, 25 VII 1987, № 189; пойма р. Бухтармы, 1300 м над ур. м., смешанный лес, на стволе старой березы, 24 VII 1987, № 191.

11. *C. cornuta* (L.) Hoffm. 1791, Plant. Lich. 1 : 25.

Бореальный, часто встречающийся вид.

Хр. Южный Алтай: окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, хвойный лес, на пне, 25 VII 1987, № 211; верховья р. Кара-Каба, 2010 м над ур. м., болота, на растительных остатках, 30 VI 1987, № 219. Хр. Курчум: окр. Маркакольского заповедника, березовый лес, на валежнике, 9 VII 1987, № 228.

Новый вид для Южного Алтая.

12. *C. crispata* (Ach.) Flot. 1839, Merkw. Flecht. Hirschb.: 4.

Бореальный, редкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: перевал Бурхат, 2200 м над ур. м., субальпийский пояс, лишайниково-мохово-кустарниковая тундра, среди мхов, 13 VIII 1986, № 430.

Новый вид для Казахстанского Алтая.

13. *C. deformis* (L.) Hoffm. 1796, Deutsch. Fl. 2 : 120.

Гипоарктомонтанный, часто встречающийся вид.

Хр. Южный Алтай: Кара-Кабинская впадина, 2100 м над ур. м., кедровый лес с примесью кустарников, на гнилой древесине, 20 VIII 1986, № 424. Хр. Азутау: Урунхайское седло, северо-западный склон, 1700 м над ур. м., пихтовый лес, на древесине, 12 VII 1987, № 434.

Новый вид для Казахстанского Алтая.

14. *C. digitata* (L.) Hoffm. 1796, Deutsch. Fl. 2 : 124.

Бореальный, довольно редкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: окр. пос. Арчаты, северо-западный склон, хвойный лес, на гнилой древесине, 25 VII 1987, № 180.

15. *C. fimbriata* (L.) Fr. 1831, Lich. Europ. Ref.: 222.

Монтанный, часто встречающийся вид.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2010 м над ур. м., болота, на растительных остатках, 30 VI 1987, № 219; березовая тундра, на мхе, 30 VI 1987, № 216, 187; Кара-Кабинская впадина, 2100 м над ур. м., кедровый лес с примесью кустарников, на гнилом пне, 20 VIII 1987, № 425. Хр. Азутау: северный склон, хвойный лес с выходами горных пород, на скале, 10 VII 1987, № 217.

16. *C. gracilis* (L.) Willd. 1787, Fl. Berol.: 363.

Бореальный, нечасто встречающийся лишайник.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2010 м над ур. м., березовая тундра, на валежнике, 30 VI 1987, № 426.

C. gracilis var. *digitata* (Hoffm.) Vain.

Наш образец без филлокладиев в основании подециев.

Хр. Южный Алтай: 2500 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на растительных остатках, 3 VII 1987, № 418.

17. *C. grayi* Merr. ex Sandst. 1929, Clad. Exs.: N 1847.

Бореальный, редкий вид.

Чиндагатуйский массив: северный склон, 2160 м над ур. м., тундра, на земле, 31 VII 1986, № 195.

Новый вид для Казахстана.

18. *C. humilis* (With.) Laundon, 1984, Lich. 16 : 220.

Биполярный, редкий вид. Ранее был найден только в Северной Аргентине и континентальной части Чили (Ahti, Kashiwadani, 1984; Ferraro, Ahti, 1987.)

Хр. Алтайский Тарбагатай: северо-западный склон, окр. пос. Арчаты, хвойный лес, на гнилой древесине, 25 VII 1987, № 182.

Новый вид для Казахстана.

19. *C. macroceras* (Delise) Ahti, 1978, Ann. Bot. Fenn. 15 : 13.

Гипоарктомонтанный, нередкий вид.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2010 м над ур. м., субальпийский пояс, ерниковая тундра, на почве среди мхов, 30 VI 1987, № 185, 204; окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, хвойный лес, на пне, 25 VII 1987, № 386.

Новый вид для Казахстана.

20. *C. ochrochlora* Flk. 1828, Clad. Comm.: 75.

Бореальный, редкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: окр. Арчатинской пограничной заставы, 1300 м над ур. м., пойма р. Бухтармы, смешанный лес, на стволе старой березы, 24 VII 1987, № 191.

Новый вид для Казахстана.

21. *C. phyllophora* Hoffm. 1796, Deutsch. Fl. 2 : 123.

Бореальный, нередкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: перевал Бурхат, 2200 м над ур. м., субальпийский пояс, ерниковая тундра, на почве среди мхов, 13 VI 1986, № 192. Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2500 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на почве среди мхов, 30 VI 1987, № 193, 212.

Новый вид для Казахстана.

22. *C. pleurota* (Flk.) Schaer. 1850, Enum. Lich. Europ.: 186.

Бореальный, нередкий вид.

Хр. Южный Алтай: окр. пос. Бобровка, 2100 м над ур. м., кедровый лес с примесью кустарников, 20 VIII 1986, № 188. Чиндагатуйский массив: 1780 м над ур. м., пойма р. Чиндагатуй, смешанный лес, на гнилой древесине, 28 VII 1986, № 175, 426.

23. *C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich. 1878, Catal. Lich. Deux-Sirves: 8.

Степной, редкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: пойма р. Бухтармы, смешанный лес, на песчаной почве, 23 VII 1987, № 214.

24. *C. pyxidata* (L.) Hoffm. 1796, Deutsch. Fl. 2 : 121.

Монтанный, часто встречающийся вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: Кара-Кабинская долина, юго-восточный склон, 2050 м над ур. м., на скале, 2 VII 1987, № 213 (с апотецием); перевал Бурхат, 2200 м над ур. м., субальпийский пояс, лишайниково-кустарниковая тундра, среди мхов, 13 VIII 1986, № 429. Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2010 м над ур. м., субальпийский пояс, тундра, среди мхов, 30 VI 1987, № 186.

25. *C. rei* Schaer. 1823, Lich. Helvet. Spic.: 34.

Бореальный, нечасто встречающийся вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: окр. Арчатинской пограничной заставы, 1300 м над ур. м., пойма р. Бухтармы, смешанный лес, на стволе старой березы, 24 VII 1987, № 190.

26. *C. sulphurina* (Michx.) Fr. 1831, Lich. Europ. reform.: 237.

Монтанный, широко распространенный вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: окр. пос. Арчаты, северо-западный склон, хвойный лес, на гнилой древесине, 25 VII 1987, № 181. Хр. Южный Алтай: в 7 км к востоку от Арчатинской пограничной заставы, смешанный лес, на древесине, 27 VII 1987, № 207; Кара-Кабинская впадина, 2100 м над ур. м., кедровый лес с примесью кустарников, на гнилом пне, 20 VIII 1986, № 423; верховья р. Кара-Каба, 2500 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на почве, 30 VII 1987, № 206. Чиндагатуйский массив: Генеральское ущелье, смешанный лес, на гнилой древесине, 25 VII 1987, № 176.

Новый вид для Казахстана.

Род *Cladina* (Nyl.) Harm.

27. *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. 1970, Bryolog. 73, 3 : 510.

Бореальный, широко распространенный вид.

Хр. Сарымсакты: перевал Бурхат, альпийский пояс, ерниковая тундра, возле снега, на почве, 19 VII 1987, № 198. Хр. Южный Алтай: окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, хвойный лес, на пне, 25 VII 1987, № 202; пойма р. Пронихи, смешанный лес, на почве, 27 VII 1987, № 235; Горельник, 1300 м над ур. м., хвойный лес, на гнилой древесине, 27 VII 1987, № 179.

Новый вид для Казахстана.

28. *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb. 1970, Bryolog. 73, 3 : 510.

Бореальный, широко распространенный вид.

Хр. Южный Алтай: окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, хвойный лес, на пне, 25 VII 1987, № 200; верховья р. Кара-Каба, 2100 м над ур. м., хвойный лес, на валежнике, 30 VII 1987, № 201; 2500 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на растительных остатках, 30 VII 1987, № 420 (отличие: от KOH окраска подеции не изменяется; пикнидии содержат красные вещества); пойма р. Арасан-Каба, I терраса, смешанный лес, на растительных остатках, 17 VII 1987, № 221. Хр. Азутау: северный склон, 2500 м над ур. м., альпийский пояс, на почве, 5 VII 1987, № 234.

Новый вид для Южного Алтая.

29. *C. portentosa* (Duf.) Zahlbr. 1927, Catal. Lich. Univ. 4 : 572.

Бореальный, редкий вид.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2500 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на растительных остатках, 30 VII 1987, № 419.

Новый вид для Казахстана.

30. *C. rangiferina* (L.) Harm. 1894, Catal. descrip. Lich. Lorr.: 155.

Бореальный, часто встречающийся вид.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2540 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на растительных остатках, 30 VI 1987, № 183; 2100 м над ур. м., хвойный лес, на валежнике, 30 VII 1987, № 203; окр. Арчатинской пограничной заставы, Крутой яр, хвойный лес, 25 VII 1987, № 375; Горельник, смешанный лес, на древесине, 27 VII 1987, № 222.

31. *C. stellaris* (Opiz) Brodo, 1976, Bryolog. 79,3 : 363.

Гипоарктомонтанный, нередкий вид.

Хр. Южный Алтай: верховья р. Кара-Каба, 2500 м над ур. м., альпийский пояс, ерниковая тундра, на растительных остатках, 30 VII 1987, № 421; 2100 м над ур. м., лесной пояс, хвойный лес с примесью кустарников, на растительных остатках, 30 VI 1987, № 428. Хр. Сарымсакты: перевал Бурхат, северный склон, 2200 м над ур. м., ерниковая тундра, на почве, 19 VII 1987, № 178.

Новый вид для Казахстана.

32. *C. tenuis* (Flk.) Hale et W. Culb. 1970, Bryolog. 73, 3 : 510.

Бореальный, редкий вид.

Хр. Алтайский Тарбагатай: Кара-Кабинская долина, хвойный лес, юго-восточный склон, на гнилой древесине, 2 VII 1987, № 416.

Новый вид для Казахстана.

Образцы были определены в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

В заключение выражаю глубокую благодарность проф. Т. Ahti (Университет в Хельсинки, Финляндия), любезно согласившемуся просмотреть материалы и давшему ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е. И. Лишайники. I. Сфериальные *(Sphaeriales)* — Лецидеевые *(Lecideales)* // Флора споровых растений Казахстана. Т. 11. Алма-Ата: Наука, 1978. 263 с. — *Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1981. 200 с. — *Казахстан.* Общая физико-географическая характеристика. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 492 с. — *Комаров В. Л.* Краткий очерк растительности Сибири. (Матер. для изучения естественных произв. сил России, изд. Комиссией при Российской академии наук. № 45). Петроград: Печатный двор, 1922. 97 с. — *Крюгер В. А.* Главнейшие черты растительности и почв Южной части Чингистайской волости, Бухтарминского уезда, Семипалатинской губ. Отчет об экспедиции на Алтай в 1925 г. Кзыл-Орда: Изд-во О-ва изуч. Казахстана, 1927. 146 с. — *Огуреева Г. Н.* Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 187 с. — *Очерки* по физической географии Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1950. 256 с. — *Павлов Н. В.* Ботаническая география СССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1948. 704 с. — *Природные* условия и естественные ресурсы Восточного Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. 190 с. — *Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск: Наука, 1990. 173 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Ahti T., Kashiwadani H.* The lichen genera *Cladia, Cladina* and *Cladonia* in Southern Chile // H. Inoue (ed.). Studies on cryptogams in Southern Chile. Tokyo: Kensheisha, 1984. P. 125—149. — *Ferraro L. I., Ahti T.* Contribucion al conocimiento del genero *Cladonia* (*Cladoniaceae* — liquenes) de Argentina y regiones limitrofes // Bonplandia. 1987. Vol. 6. P. 57—69.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 VII 1992

УДК 581.9 (470. 41) © Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 9

В. Г. Папченков

О НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ ФЛОРЫ ТАТАРСТАНА

V. G. PAPCHENKOV. ON THE NEW AND RARE SPECIES OF THE TATARSTAN FLORA

Приведены 43 новых вида и местонахождения 17 редких видов растений на территории Татарстана. Впервые для флоры России указываются *Bidens bipinnata, B.* × *grumnae* и *Typha glauca.*

При обработке гербарных материалов, собранных автором на территории Татарстана в разные годы, а также при просмотре коллекции Гербария Казанского государственного университета (КГУ) (KAZ) был выявлен ряд видов сосудистых растений, дополняющих флору республики. Для редких видов флоры обнаружены новые местонахождения.

При цитировании этикеточных данных приводимых далее флористических находок название республики опускается, а коллектор указывается лишь в том случае, когда сборы принадлежат не автору статьи. Впервые приводимые для территории Татарстана виды растений помечены звездочкой.

* *Acalypha australis* L. Г. Казань, двор университета, у теплицы Ботанического сада, 27 IX 1989. Образует пятна зарослей обильно цветущих и плодоносящих растений. Тропический и субтропический сорняк, с начала 80-х годов отмечаемый на Украине (Цвелев, 1983; Mosyakin, 1991), в Саратовской, Липецкой, Тульской и Воронежской областях России (Александрова и др., 1989).

* *Artemisia rubripes* Nakai. Зеленодольский р-н, ж.-д. пути между ст. Зеленый Дол и платформой Атлашкино, 9 VIII 1989. Заносный дальневосточный вид (Поляков, 1961), недавно указанный для Украины (Mosyakin, 1990). Для европейской части России вид приводится впервые.

* *A. santonica* L. Зеленодольский р-н, ж.-д. насыпь у д. Протопоповка, 10 IX 1987; г. Казань, ж.-д. пути у вокзала, 9 VIII 1989. Ближайшие местонахождения этого среднеевропейского вида (Поляков, 1961) в Ульяновской обл., Башкортостане и Марий-Эл (Определитель ..., 1984; Определитель ..., 1989; Абрамов, Папченков, 1992).

A. scoparia Waldst. et Kit. Г. Казань, ж.-д. насыпь, 28 VIII 1988. Очень редкий вид естественной флоры республики, известный ранее по двум местонахождениям в ее лесостепном Закамье (Определитель ..., 1979).

* *A. tschernieviana* Bess. Зеленодольский р-н, ж.-д. пути платформы Атлашкино, 11 VIII 1989. Южный заносный вид, ранее отмеченный для ж.-д. насыпей Чувашии (Папченков, Димитриев, 1989).

Astragalus varius S. G. Gmel. Бугульминский р-н, д. Ново-Исаково, склоны, 18 VII 1970; там же, склоны у пос. Родничный, 18 VII 1970. Редкий вид для флоры Татарстана, известный прежде из окр. с. Игим Мензелинского р-на (Иванова, 1988).

* *Astrodaucus orientalis* (L.) Drude. Зеленодольский р-н, откос ж.-д. полотна у д. Протопоповка, 10 IX 1987. Одиночный цветущий и плодоносящий экземпляр со своеобразными плодами, шипы на ребрах которых превращены в крупные блестящие бугорки, подобные бугоркам *Eremodaucus lehmannii* Bunge (растение определено В. Н. Тихомировым). Ближайшие местонахождения этого вида в Удмуртии, где он также собирался на полотнах железных дорог (Пузырев, 1985).

* *Atriplex patens* (Litv.) Iljin. Зеленодольский р-н, ст. Свияжск, ж.-д. пути, 10 IX 1987; ж.-д. пути ст. Казань, 29 VIII 1988. Встречается на юге Ульяновской обл. (Определитель ..., 1984), отмечен для железных дорог Чувашии (Папченков, Димитриев, 1989).

* *A. rosea* L. Зеленодольский р-н, ж.-д. пути у д. Протопоповка, 10 IX 1989. Рудеральное растение, наиболее распространенное в южных и западных районах

страны (Никитин, 1983), отмеченное также в окр. г. Ижевска (Ефимова и др., 1971).

* *Bidens bipinnata* L. Зеленодольский р-н, ст. Свияжск, ж.-д. пути, 10 IX 1987. Североамериканский вид, занесенный в Европу, Северную Африку, Южную Азию. На территории бывшего СССР был известен из района г. Сухуми (Васильченко, 1959). Для флоры России отмечается впервые.

* *B.* × *garumnae* Jeajean et Debray. Зеленодольский р-н, ж.-д. пути у д. Протопоповка, 10 IX 1987. Этот же гибридогенный вид, родительской парой которого являются *B. tripartita* L. и *B. frondosa* L., встречен в республике Марий-Эл (Медведевский р-н, берег пруда у д. Кузнецово, 14 IX 1988). На территории России отмечается впервые. В пределах бывшего СССР приводился для окр. г. Киева (Мосякін, 1988).

B. frondosa L. Г. Казань, на ж.-д. путях, 11 VII 1989. Ранее данный интенсивно распространяющийся адвентивный вид был встречен на 7 островах верховьев Куйбышевского водохранилища (далее — вдхр.) в пределах Татарстана и Марий-Эл (Папченков, Шпак, 1992). Мною он собран также в Чувашии (г. Чебоксары, речной порт, 1 VIII 1989) и в Нижегородской обл. (устьевой участок р. Клязьмы, береговые обнажения, 25 VII 1990; г. Нижний Новгород, в щелях между ж.-б. плитами набережной, 26 VII 1990) (для Чувашии и Нижегородской обл. вид приводится впервые). Недавно отмечен для Горьковского вдхр. в пределах Костромской и Ярославской областей (Папченков, Лисицына, 1992), указан также для Саратовского и Волгоградского вдхр. в пределах Самарской, Саратовской и Волгоградской областей (Лисицына, Артеменко, 1990). Таким образом, сейчас *B. frondosa* известен почти по всей Волге, начиная от восточной границы Ярославской обл. Нет пока сведений о произрастании вида в пределах Ивановской обл.

* *Butomus junceus* Turcz. Нижнекамское вдхр., остров в районе бывшего устья р. Ик, 29 VII 1990. Восточносибирский и среднеазиатский вид (Федченко, 1934), недавно приведенный также для Удмуртии (Баранова, Ильминских, 1988).

Carex arnellii Christ. Зеленодольский р-н, Мизиновское охотничье хозяйство, лес по склону коренного берега протоки, 26 V 1986. Это вторая находка вида в республике, известного ранее из окр. г. Казани (Определитель ..., 1979).

C. caryophyllea Latourr. Зеленодольский р-н, Мизиновское охотничье хозяйство, правый берег протоки, 12 V 1985; Мензелинский р-н, западный и восточный склоны Игимского бора, 20 V 1985 и 17—19 V 1986; Куйбышевский р-н, вдхр., о-в Большой Болгарский, 24 VI 1988; Алексеевский р-н, вдхр., о-в Сосновый у д. Лебедино, сосняк с березой, 20 VII 1988. Ранее для территории республики вид приводился по находке в Предволжье (Определитель ..., 1979).

* *C. omskiana* Meinsh. Мензелинский р-н, болото Кулегаш, 17 V 1986. Достаточно распространенная осока низинных и переходных болот (Егорова, 1976) на территории Татарстана до сих пор известна не была (Определитель ..., 1979; Иванова, 1988).

* *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. Высокогорский р-н, небольшой пруд в окр. с. Калинино, 7 VIII 1989. Это по существу первая находка вида в Татарстане, поскольку имеющееся раннее указание на произрастание его здесь (Определитель ..., 1979; Иванова, 1988) основывалось на ошибочном определении небольшого фрагмента побега *Ceratophyllum demersum* L. (KAZ).

* *Centaurea adpressa* Ledeb. Октябрьский р-н, д. Нижний Нурлат, дубняк, 11 VII 1970. Вид, характерный для более южных областей России, встречающийся в соседних Башкортостане, Ульяновской и Самарской областях (Маевский, 1964; Определитель ..., 1984; Определитель ..., 1989).

* *Chenopodium acuminatum* Willd. Зеленодольский р-н, ж.-д. пути ст. Зеленый Дол, платформы Атлашкино и участка дороги между ними, 9 VIII 1989. Заносный вид, в последнее десятилетие отмеченный в Удмуртии, Чувашии и Марий-Эл (Пузырев, 1986; Папченков, Димитриев, 1989; Абрамов, Папченков, 1992).

C. ficifolium Smith. Ланшевский р-н, Зеленый Бор, сосняк, 11 VII 1985; Мамадышский р-н, пос. Берсут, липовый лес, 7 VIII 1987. Ранее вид был отмечен для трех островов Куйбышевского вдхр. в пределах Куйбышевского р-на республики (Папченков, Шпак, 1992).

* *C. opulifolium* Schrad. ex Koch et Ziz. Зеленодольский р-н, ст. Свияжск, ж.-д. пути, 10 IX 1987. Ближайшее его местонахождение в Самарской обл. (Маевский, 1964).

* *C. prostratum* Bunge. Ж.-д. пути ст. Казань, 29 VIII 1988; Зеленодольский р-н, ж.-д. пути платформы Атлашкино, 11 VIII 1989. Среднеазиатский и южносибирский вид (Ильин, 1936), недавно отмеченный в Марий-Эл (Абрамов, Папченков, 1992).

* *Cirsium ciliatum* (Murr.) Moench. Бавлинский р-н, д. Шалты, берег р. Ик, в 100 м от устья р. Верхний Кандыз, 5 IX 1972. Ближайшее местонахождение этого южного вида в Саратовской обл. (Маевский, 1964; Еленевский и др., 1992).

* *C. roseolum* Gorlaczeva. Ланшевский р-н, с. Нармонка, луг, 3 VIII 1989. Вид, недавно выделенный из состава *C. esculentum* (Siev.) C. A. Mey. (Горлачева, 1989).

Crypsis schoenoides (L.) Lam. Октябрьский р-н, д. Нижний Нурлат, у болота, 10 VII 1970. До создания Куйбышевского вдхр. вид изредка встречался в долине р. Волги на участке от Казани до Камского устья (Иванова, 1988). Более поздние сборы вида (KAZ) отсутствовали.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Г. Казань, на улицах, 27 VIII и 8 X 1989. Крупное, сильно разветвленное одиночное растение, обильно плодоносившее осенью. Это вторая находка адвентивного вида в г. Казани: ранее он был собран в речном порту города (Ильменских и др., 1981). Данный вид мною был также встречен в Абдуллинском р-не Оренбургской обл. у д. Яковлевка на высоком берегу р. Тирис при впадении ее в р. Ик (3 IX 1972). Это местонахождение расположено в непосредственной близости от границы с Бавлинским р-ном Татарстана, где находки вида весьма вероятны.

Echinochloa caudata Roshev. Мамадышский р-н, пос. Берсут, левобережная пойма р. Камы, 14 VIII 1987. Судя по материалам Гербария КГУ, этот дальневосточный вид, известный в европейской части России с низовьев рек Волги и Хопра (Цвелев, 1984), на Средней Волге появился не позже 40-х годов нашего столетия. Все старые сборы, а также ранее опубликованные новые находки вида были сделаны у г. Казани или по Волге выше Казани в пределах Марий-Эл и Чувашии (Папченков, Шпак, 1992).

* *Eleocharis austriaca* Hayek. При просмотре гербарного материала по роду *Eleocharis* R. Br. из коллекции KAZ обнаружены 2 листа с *E. austriaca*, собранного на территории Татарстана: 1) Ютазинский р-н, торфяник у пос. Кзасл-Так, 25 VII 1950, В. Баранов; 2) Пестречинский р-н, у с. Екатериновка, топкий берег речки, VI 1967, эксп. КГУ. Вид известен в соседней республике Марий-Эл (Папченков, 1990).

* *Elytrigia pruinifera* Nevski. Лениногорский р-н, д. Михайловка, склон с выходами известняка, 13 VII 1970. Ближайшие местонахождения вида в Самарской обл. (Жигули) и в Башкортостане (Маевский, 1964; Определитель ..., 1988).

* *Erysimum repandum* L. Зеленодольский р-н, ж.-д. полотно между платформой Андреевский и ст. Свияжск, 30 V 1982, А. В. Димитриев. Отмечен для железных дорог Удмуртии и Чувашии (Пузырев, 1984; Папченков, Димитриев, 1989).

* *Festuca kirilowii* Steud. Г. Казань, опушка леса в районе Горок, 1 VI 1975 (если принимать вид *F. eriantha* Honda, то собранные экземпляры можно отнести к нему). Недавно показан для республики Марий-Эл (Папченков, 1990; Папченков, Шпак, 1992).

Galium album Mill. Верхне-Услонский р-н, Зоостанция КГУ, правый берег р. Свияги, щебень по берегу реки, 27 VI 1970; Пестречинский р-н, д. Юнусово,

склон южной экспозиции к р. Меше, 16 VIII 1972; Зеленодольский р-н, ж.-д. пути у д. Вязовые, 10 IX 1987. Вид был указан для одного из островов в Алексеевском р-не республики (Папченков, Шпак, 1992).

Impatiens glandulifera Royle. Район ст. Зеленый Дол, бурьян у ж.-д. полотна, 19 VIII 1989. В Татарстане это вторая находка вида вне культуры (Папченков, Шпак, 1992).

* *Juncus ambiguus* Guss. Один из самых обычных видов рода *Juncus* L. в республике, встречающийся здесь даже чаще, чем приведенный для ее флоры *J. bufonius* L. (Определитель ..., 1979).

J. minutulus V. Krecz. et Gontsch. Куйбышевский р-н, с. Антоновка, берег р. Бездны, 13 VII 1990. Ранее вид был отмечен для одного из островов Куйбышевского вдхр. (Папченков, Шпак, 1992).

* *Lactuca saligna* L. Зеленодольский р-н, ст. Свияжск, ж.-д. пути, 10 IX 1987; там же, ст. Зеленый Дол и ж.-д. пути между станцией и платформой Атлашкино, 9 VIII 1989; г. Казань, ж.-д. пути у вокзала, 9 VIII 1989. В региональной литературе вид не упоминается, но Г. Ю. Конечная (1989) указывает его для Волжско-Донского и Заволжского районов флоры европейской части СССР.

Lathyrus pallescens (Bieb.) C. Koch. Лениногорский р-н, д. Михайловка, поляна в дубовом лесу, 13 VII 1970. Это новое местонахождение редкого в республике вида (Определитель ..., 1979; Иванова, 1988).

* *Medicago minima* (L.) Bartalini. Заинский р-н, пос. Новый Зай, берег вдхр., каменистая насыпь, 13 VI 1975. По-видимому, заносный вид. Ближайшее его местонахождение в Саратовской обл. (Маевский, 1964).

Melilotus wolgicus Poir. Г. Казань, на ж.-д. путях, 21 V 1987. В большом числе экземпляров. Это вторая находка адвентивного вида в городе. В первом случае (1977 г.) был обнаружен всего один крупный экземпляр растения (Папченков, 1985).

Ophioglossum vulgatum L. Зеленодольский р-н, Биостанция КГУ, лес, 18 VI 1970. Очень редкий вид для флоры республики, известный по находкам в ее северо-западной части (Определитель ..., 1979; Иванова, 1988).

* *Pilosella × glomerata* (Froel.) Fries. Зеленодольский р-н, откос ж.-д. полотна у д. Протопоповка, 10 IX 1987. Согласно сводке Р. Н. Шлякова (1989), вид обычен для центральных районов европейской части России.

* *Portulaca oleracea* L. Г. Казань, территория Зооботсада, сорняк культур открытого грунта, 5 X 1988. Ближайшие местонахождения вида в Пензенской и Саратовской областях (Маевский, 1964), недавно отмечен в Мордовии (Майоров, 1992).

* *Potamogeton × cognatus* Aschers. et Graebn. (*P. perfoliatus* L. × *P. praelongus* Wulf.). Пестречинский р-н, д. Ключищи, р. Меша, 11 VI 1972; Высокогорский р-н, Ислейтарское лесничество, р. Ировка, 4 X 1979. В Гербарии КГУ хранятся 2 листа с этим видом из Ланшевского (Сарaлы, вдхр.) и Мензелинского (р. Ик) районов республики (даты и коллекторы на этикетках не указаны). Мною вид собирался также в Оренбургской обл. (Плешановский р-н, р. Ток, 20 VI 1974). Известен в Марий-Эл (Папченков, 1990).

* *P. × fluitans* Roth (*P. lucens* L. × *P. natans* L.). В Гербарии КГУ имеется лист с данным растением, на этикетке указано: «Водоем среди елово-осоково-сфагн. болота вблизи опис. № 33, 10 VII 1932». Подобные местообитания встречаются на северо-западе Татарстана.

* *P. henningii* A. Benn. Калининский р-н, пойма р. Ик по дороге Екатериновка—Шайчурино, 26 VII 1928, Менз.-Буг. геобот. эксп., KAZ; Зеленодольский р-н, ст. Обсерватория, озеро с плавающим островом, 27 VIII 1968, Пименова, KAZ. Недавно вид был найден в Марий-Эл (Папченков, 1990); распространен в бассейне р. Дон (Цвелев, 1986).

* *P.* × *nitens* Web. (*P. gramineus* L. × *P. perfoliatus* L.). Сараловский участок Волжско-Камского заповедника, 61-й кв., залив р. Волги напротив Сальвиниевого оз., 8 VII 1965, Геобот. отряд, KAZ; там же, 61-й кв., в воде р. Волги, 8 VII 1965, Иванова, KAZ; там же, Средний Кардон, протока, 9 VI 1966, Иванова, KAZ.

* *P. sarmaticus* Mäemets. Мурзиха, пойма р. Камы, небольшое озеро близ реки, 3 VII 1947, Геобот. эксп., KAZ; Мензелинский р-н, пойма р. Ик у д. Урсай, 10 VII 1963, Геобот. эксп., KAZ. Кроме этого, в Гербарии КГУ хранятся сборы вида из Башкортостана (пойма р. Камы напротив Николо-Березовки, зарастающее озеро, 16 и 26 VI 1948, Геобот. эксп., KAZ). В бассейне р. Волги он был известен лишь из Волгоградской обл. (Клинкова, 1991).

В Татарстане (Актанышский р-н, оз. Кулегаш, 1 IX 1945, Баранов, KAZ) собраны также растения явно гибридогенного происхождения — *P. lucens* L. × × *P. sarmaticus* Mäemets (по форме листьев они сходны с *P. lucens* var. *acuminatus* Schum., но вдоль жилок имеются лакуны). Литературные сведения о подобном гибриде автору не известны.

* *Potentilla obscura* Willd. Октябрьский р-н, д. Караульная Гора, склон облесенного оврага, 8 VII 1971. Вид средней и южной полос европейской части России (Станков, Талиев, 1957).

* *Raphanus candidus* Worosch. Ж.-д. ст. Валильево, между путями, 5 IX 1979. Отмечен для флоры Марий-Эл (Папченков, Шпак, 1992).

* *Rumex acetoselloides* Bal. Зеленодольский р-н, окр. д. Мизиново, зерновое поле, 23 VII 1987. Известен на юге европейской части бывшего СССР (Бородина, 1989).

Sagina nodosa (L.) Fenzl. Г. Казань, на газонах, 12 VIII 1987. Более раннее указание на находку вида в республике (Папченков, 1985) было ошибочным.

* *Senecio tubicaulis* Mansf. Чистопольский р-н, с. Четырчи, луг в пойме р. Камы, 28 VII 1965. Ближайшие местонахождения в Чувашии и Самарской обл. (Маевский, 1964).

* *Sorbus schneideriana* Koehne. Тетюшский р-н, Куйбышевское вдхр., о-в Тетюшский, 25 VI 1988. Беглец из культуры. В естественном состоянии встречается на Дальнем Востоке (Комаров, 1939).

* *Stenactis annua* (L.) Cass. (*Erigeron annuus* (L.) Pers.). Ланшевский р-н, территория пионерского лагеря «Пионерия Татарстана», 18 VI 1989. Распространяющийся адвентивный вид, отмеченный в Нижегородской обл. (Лукина, 1989) и в верховьях Куйбышевского вдхр. (Папченков, Шпак, 1992).

* *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb. Сармановский р-н, с. Муртыш-Тамак, склон западной экспозиции, 10 VII 1990. Распространен к югу от Татарстана (Маевский, 1964; Определитель ..., 1984).

* *Typha* × *glauca* Godr. (*T. angustifolia* L. × *T. latifolia* L.). Ново-Шешминский р-н, по затонам р. Шешмы вверх от с. Новый Шешминск, 12 VII 1925, Марков, KAZ; Мензелинский р-н, озеро в 200 м от оз. Игим, 7 VII 1968, Иванова, KAZ. Данный гибридогенный вид на территории России отмечается впервые. Он известен в Северной Америке и в Европе (Bayly, O'Neill, 1971; Krahulec, 1989; и др.). Обнаруженный в 1984 г. А. Кузьмичевым на Северо-Двинской озерной системе гибрид *T. latifolia* × *T. angustifolia* не соответствовал признакам *T.* × × *glauca* и был описан в качестве нового вида *T. kuzmiczevii* A. Krasnova (Краснова, 1987).

Utricularia minor L. Ланшевский р-н, сфагновое болото вокруг оз. Рытое в 2 км от д. Пальцовка, 19 VIII 1989. Новая находка очень редкого в республике вида (Определитель ..., 1979; Иванова, 1988; Марков и др., 1988).

* *Vicia villosa* Roth. Алексеевский р-н, д. Гурьевка, опушка леса, 30 VI 1971. Известен в Ульяновской обл. (Определитель ..., 1984) и в Марий-Эл (Абрамов, 1989; Папченков, 1990).

Все гербарные материалы по упомянутым видам, собранные автором статьи, хранятся в Гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

В заключение приношу свою благодарность В. Н. Тихомирову за определение *Astrodaucus orientalis* и Н. Н. Цвелеву за консультации при определении некоторых видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Дополнения к флоре Марийской АССР // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1357—1363. — *Абрамов Н. В., Папченков В. Г.* О новых и редких видах флоры Марийской АССР // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 99—102. — *Александрова К. И., Маевский В. В., Швецов А. Н., Шереметьева И. С.* *Acalypha australis* L. в средней полосе европейской части СССР// Биол. науки. 1989. № 8 (308). С. 61—62. — *Баранова О. Г., Ильминских Н. Г.* Об интересных флористических находках в Удмуртии // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1988. № 3. С. 106—108. — *Бородина А. Е.* Род *Rumex* L. (*Polygonaceae*) во флоре Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 57—63. — *Васильченко И. Т.* Род череда — *Bidens* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 20. С. 551—561. — *Горлачева З. С.* Новый вид рода *Cirsium (Asteraceae)* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1782—1785. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 83—219. — *Еленевский А. Г., Соколова Т. Г., Мичурин В. Г.* и др. О некоторых редких и критических растениях Саратовской области // Бюл. МОИП. Отл. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 97—101. — *Ефимова Т. П., Сентемов В. В., Сентемова А. В.* Новые для Удмуртии виды растений // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 438—440. — *Иванова Р. Г.* Словарь-справочник по флоре Татарии. Казань: Татарск. кн. изд-во, 1988. 304 с. — *Ильин М. М.* Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 2—354. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1221—1225. — *Клинкова Г. Ю.* Материалы к флоре водоемов Волгоградской области //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 3. С. 88—96. — *Комаров В. Л.* Род Рябина — *Sorbus* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 372—406. — *Конечная Г. Ю.* Род Латук, салат — *Lactuca* L. // Флора европейской части СССР. Л.; Наука, 1989. Т. 8. С. 120—124. — *Краснова А. Н.* К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) на территории СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 43—59. — *Лисицына Л. И., Артеменков В. И.* *Bidens frondosa* L. (*Compositae*) — новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С. 110—111. — *Лукина Е. В.* Об адвентивных видах флоры Горьковской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М.: Наука, 1989. С. 42—44. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Майоров С. Р.* Дополнения к адвентивной флоре Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 118—121. — *Марков М. В., Папченков В. Г., Ситников А. П.* Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 114—120. — *Мосякін С. Л.* Рід *Bidens* L. (*Asteraceae*) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 63—64. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с. — *Определитель* высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae* — *Fumariaceae* / Ю. Е. Алексеев, Е. Б. Алексеев, К. К. Габбасов и др. М.: Наука, 1988. 316 с. — *Определитель* высших растений Башкирской АССР. Сем. *Brassicaceae* — *Asteraceae* / Ю. Е. Алексеев, А. Х. Галеева, И. А. Губанов и др. М.: Наука, 1989. 375 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1979. 371 с. — *Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1696—1697. — *Папченков В. Г.* О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778. — *Папченков В. Г., Димитриев А. В.* Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 547—552. — *Папченков В. Г., Лисицына Л. И.* О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98. — *Папченков В. Г., Шпак Т. Л.* Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94. — *Поляков П. П.* Род Полынь — *Artemisia* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26. С. 425—631. — *Пузырев А. Н.* Новые адвентивные виды сем. *Brassicaceae* в Удмуртии // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 9. С. 1269—1276. — *Пузырев А. Н.* Дополнение

к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 268—271. — *Пузырев А. Н.* Новые сведения по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 255—261. — *Станков С. С., Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1957. 740 с. — *Федченко Б. А.* Сем. Сусаковые — *Butomaceae* S. F. Gray // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 4. С. 291—293. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. 4 // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 225—238. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 232—242. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых новых и редких для европейской части СССР видах растений // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 251—263. — *Шляков Р. Н.* Род Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 300—377. — *Bayly I. L., O'Neill T. A.* A study of introgression in *Typha* at Point Pelee Marsh, Ontario // Can. Field Nat. 1971. Vol. 85. N 4. P. 309—314. — *Krahulec F. Typha* × *glauca*, přehlížený (?) Křizenec orobince širolistého a úzkolistého // Zpr. Čz. Bot. Společ. Praha, 1989. R. 24. S. 91—97. — *Mosyakin S. L.* New and noteworthy alien species of *Artemisia* L. (*Asteraceae*) in the Ukrainian SSR // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 4. С. 10—13. — *Mosyakin S. L.* Preliminary list of recent additions to the alien flora of the Ukraine // Укр. бот. журн. 1991. Т. 48. № 4. С. 28—34.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.

Получено 18 II 1993

УДК 581.9 (471.42)

А. В. Масленников, Н. С. Раков

STIPA KORSHINSKYI (POACEAE) — НОВИНКА ФЛОРЫ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. V. MASLENNIKOV, N. S. RAKOV. *STIPA KORSHINSKYI (POACEAE)*, THE FIRST FINDING IN THE FLORA OF THE ULYANOVSK REGION

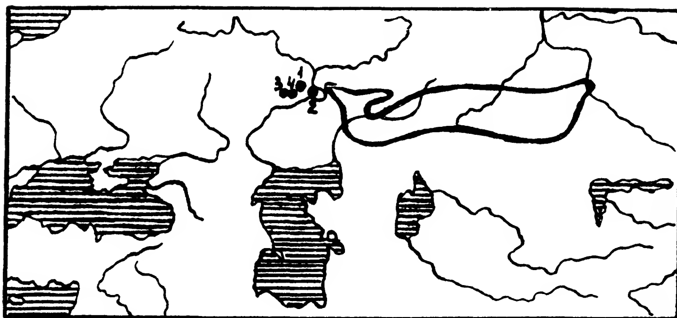
Сообщается о находке ковыля Коржинского, заволжско-казахстанского эндемика, на правобережье р. Волги в пределах Ульяновской обл. Приведен видовой состав сообществ, в которых он найден.

Stipa korshinskyi Roshev. до недавнего времени был известен только в районах к востоку от р. Волги. Все исследователи отмечали, что данный ковыль является стенотопным видом, приуроченным в пределах ареала исключительно к карбонатным разновидностям черноземов и темно-каштановых почв или к выходам карбонатных пород (Спрыгин, 1931; Лавренко, 1956, 1980; Исаченко, Рачковская, 1961; Сафронова, 1969; Цвелев, 1974, 1976; Евдокимов, 1977; и др.).

Одним из авторов данного сообщения (Раков, 1990) ковыль Коржинского был найден на правобережье р. Волги на крайнем западе Самарской Луки в бассейне р. Тишерек у с. Троекуровки Самарской обл. (см. рисунок, *1*). По устному сообщению С. В. Саксонова, этот вид ковыля обнаружен и на территории Жигулевского государственного заповедника, на горе Стрельной (коллектор Т. Чап) (см. рисунок, *2*).

В 1991 г., изучая кальцефильную флору Приволжской возвышенности в пределах Ульяновской обл., мы снова обнаружили *S. korshinskyi*, но теперь уже в юго-восточной части Николаевского р-на, близ с. Куроедово, в урочище Акуловская степь (см. рисунок, *3*, *4*). По мнению В. В. Благовещенского (1986), урочище представляет собой хорошо сохранившийся участок степей, в прошлом широко распространенных за р. Сызрань. Наибольшие площади здесь заняты сообществами тырсово-типчаковой ассоциации. Из степных злаков, кроме ковыля волосатика и типчака, большое обилие имеют также *Koeleria sclerophylla*,[1] *Bromopsis riparia*, *Poa angustifolia*, изредка встречается *Stipa pennata*. Из других

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).



Ареал *Stipa korshinskyi.*

Сплошной ареал дан по Е. М. Лавренко (1956). Точки *1—4* — местонахождения, выявленные авторами на Приволжской возвышенности (объяснения в тексте).

степных растений надо отметить *Campanula sibirica, Galium octonarium, Potentilla arenaria* и др. Наряду с обычными степными растениями имеются и степные кальцефильные виды (*Onosma simplicissima, Gypsophila altissima, Euphorbia glareosa, Helianthemum nummularium, Allium globosum* и др.), которые отличаются небольшим обилием, но являются хорошим показателем близости к поверхности мелового субстрата.

В геоморфологическом отношении юго-восточная часть Николаевского р-на представляет собой в значительной степени выравненное плато в средней части Приволжской возвышенности с выходом на поверхность отложений верхнемелового возраста, представленных карбонатными породами — мергелем и чистым мелом. На этих породах сформировались слаборазвитые перегнойно-карбонатные почвы, обогащенные мергелистой и меловой щебенкой.

Ценозы с участием *Stipa korshinskyi* занимают верхние части склонов юго-западной и южной экспозиций, реже заходят на пологие водоразделы. *S. korshinskyi* имеет дерновинки от 5 до 9 см в диам., в момент цветения достигает 50 см выс. и часто аспектирует.

Как и к востоку от р. Волги (Сафронова, 1969), в западном Приволжье *S. korshinskyi* играет различную роль в сложении сообществ: он может выступать в качестве доминанта и содоминанта или же присутствовать в виде единичных экземпляров (см. таблицу). Наиболее обилен ковыль Коржинского в кальцефитно-петрофитных вариантах степей на малоразвитой почве на крутых склонах с обнажениями меловых пород (описания 4, 5). На более сформированных почвах на пологих склонах и водоразделах он содоминирует с другими злаками, в первую очередь с корневищным *Bromopsis riparia* и плотнодерновинными *Stipa capillata, Festuca pseudodalmatica* (описания 1—3). Последний как кальцефитно-петрофитный вид чаще всего более обилен и доминирует на сильно каменистых почвах (описания 4, 5) вместе со *Stipa korshinskyi.*

Описанные нами сообщества с *S. korshinskyi* не занимают больших площадей: в одних случаях — несколько десятков квадратных метров, в других — 1—3 га. Эти пятна как бы вкраплены по соответствующим для *S. korshinskyi* местообитаниям в ценозы с господством чаще всего *Bromopsis riparia.*

Вместе со *Stipa korshinskyi* распространены и порой достигают высокого обилия такие кальцефитно-петрофитные виды, как *Onosma simplicissima, Thymus cimicinus, Koeleria sclerophylla, Astragalus zingeri, Allium globosum, Euphorbia glareosa, Echinops ritro, Gypsophila altissima, Hedysarum grandiflorum*, и др. Типичными спутниками *Stipa korshinskyi* здесь являются: из злаков — *S. capillata, Bromopsis riparia, Festuca pseudodalmatica*, из осок — *Carex pediformis*, из разнотравья — *Campanula sibirica, Salvia nutans, Medicago falcata, Viola ambigua.*

Флористический состав сообществ с участием *Stipa korshinskyi*

Виды	Описания				
	1	2	3	4	5
Achillea nobilis	sol	sol	sp	sp	—
Agropyron desertorum	—	—	—	sol	sp
Allium globosum	sp	sol	—	—	—
Artemisia austriaca	—	sol	sol	—	sp
A. marschalliana	—	sol	sol	—	—
Asparagus polyphyllus	sol	—	—	—	—
Astragalus austriacus	—	—	—	sol	—
A. testiculatus	sp	sp	sol	sol	sp
A. zingeri	—	—	—	sol	sol
Bromopsis riparia	cop_1	sol	cop_1	sol	sp
Campanula sibirica	sol	sol	sp	sp	sol
Carex pediformis	sol	sol	—	sp	sp
Centaurea sumensis	sol	cop_1	—	sol	—
Ceratoides papposa	—	—	—	sol	sp
Clausia aprica	—	—	—	sol	—
Crinitaria villosa	—	sp	—	—	—
Echinops ritro	sol	sp	sp	sp	sol
Ephedra distachya	—	sol	—	—	—
Eremogone saxatilis	sol	sol	—	sol	sol
Erigeron acer	—	—	sol	—	—
Erucastrum armoracioides	—	sol	—	sol	—
Euphorbia glareosa	—	sp	—	cop_1	sp
E. seguieriana	sol	—	sol	sol	sp
Festuca pseudodalmatica	cop_1	sp	sol	cop_1	cop_1
Galium octonarium	sol	sol	sol	sol	sol
Gypsophila altissima	sol	sp	sol	sp	sp
Hedysarum grandiflorum	sol	sp	—	sol	—
Helianthemum nummularium	—	—	sol	—	—
Helictotrichon desertorum	—	sol	—	—	—
Hieracium echioides	—	sol	sol	—	—
Jurinea ledebourii	sol	sp	sp	sol	—
Kochia prostrata	—	—	—	sol	sol
Koeleria sclerophylla	cop_2	sp	sp	sol	cop_2
Linum perenne	sol	sol	sol	—	—
L. ucranicum	sol	cop_1	sol	—	—
Medicago falcata	sp	sol	sp	—	sp
Nonea pulla	sol	sol	sol	sol	—
Odontites vulgaris	sp	—	sp	sol	sol
Onosma simplicissima	sol	cop_1	—	sol	—
Oxytropis pilosa	sol	—	—	sol	—
Pimpinella saxifraga	—	—	sol	—	—
Plantago media	sol	sol	sol	sol	—
Poa angustifolia	sol	sol	sol	sol	sol
P. bulbosa	—	—	—	—	sol
Polygala hybrida	sp	sol	sp	—	—
Potentilla arenaria	cop_2	sp	cop_1	sp	sol
Reseda lutea	sol	sol	—	sol	sol
Salvia nutans	—	sol	sol	—	—
S. stepposa	sp	sp	sp	—	sol
Scabiosa isetensis	—	sol	sol	—	—
Scorzonera stricta	sol	sp	—	—	sp
Stipa capillata	cop_1	cop_1	sp	sp	cop_1
S. korshinskyi	sp	sp	sp	cop_1	cop_1
S. pennata	sol	—	sol	sol	—
Syrenia cana	sol	—	sol	sol	sol
Tanacetum sclerophyllum	sp	sp	sol	sol	sp
Taraxacum serotinum	sol	sol	sp	sol	sol
Thalictrum minus	sol	sol	sol	—	—
Thesium arvense	sol	sol	sol	sol	sol

Виды	Описания				
	1	2	3	4	5
Thymus cimicinus	sol	sp	—	cop_1	cop_1
Tragopogon dubius	sol	sol	sol	—	—
Trinia multicaulis	sol	sol	sol	—	—
Viola ambigua	sp	sp	sol	—	—
V. rupestris	—	—	sol	—	—

Примечание. Роды и виды внутри родов приведены по алфавиту. Для каждого вида указано обилие по Друде. Описание 1. Лапчатково-злаковая (Bromopsis riparis + Festuca pseudodalmatica + Stipa capillata + Potentilla arenaria) с мхом (*Thuidium abietinum*) степь к западу от с. Куроедово Николаевского р-на Ульяновской обл. Плакорный участок на возвышенной гряде. Проективное покрытие травяного яруса 65, мохового — 10%. Описание 2. Разнотравно-ковыльная (Stipa capillata + Onosma simplicissima + Centaurea sumensis) с мхом (*Thuidium abietinum*) каменистая степь. Там же. Верхняя часть склона западной экспозиции, уклон 30°. Проективное покрытие травяного яруса 45, мохового — 5—8%. Описание 3. Лапчатково-кострецовая (Bromopsis riparia + Potentilla arenaria) с мхом (*Thuidium abietinum*) степь. Там же. Плакорный участок с плавным уклоном на юго-запад. Проективное покрытие травяного яруса 55, мохового — 5%. Описание 4. Тимьянниково-типчаково-ковыльная (Stipa korshinskyi + Festuca pseudodalmatica + Thymus cimicinus) каменистая степь к северо-востоку от с. Куроедово. Склон юго-западной экспозиции в его верхней части, уклон 25—30°. Проективное покрытие травяного яруса 55—60%. Описание 5. Тимьянниково-злаковая (Stipa korshinskyi + Festuca pseudodalmatica + Koeleria sclerophylla + Stipa capillata + Thymus cimicinus) каменистая степь. Там же. Склон юго-западной экспозиции в его верхней части, уклон 25°. Проективное покрытие травяного яруса 45—50%.

Характерной особенностью сообществ со *Stipa korshinskyi*, встречающихся на пологих склонах и водоразделах, является наличие мохового покрова из *Thuidium abietinum* (проективное покрытие 5—10%).

Е. М. Лавренко (1956) называет *Stipa korshinskyi* по характеру ареала заволжско-казахстанским видом. Несмотря на находки данного ковыля в нескольких точках Правобережья р. Волги — в Жигулях (Жигулевский заповедник, запад Самарской Луки) и в Ульяновской обл. (урочище Акуловская степь), расположенных на западной оконечности его ареала (см. рисунок), ковыль Коржинского все-таки остается по характеру ареала заволжско-западноказахстанским видом, так как в Заволжье, на Южном Урале и в Казахстане располагается основная часть ареала. Н. Н. Цвелев (1976) относит *S. korshinskyi* в категорию эндемичных растений, и мы, исходя из характера ареала этого вида, относим его к эндемикам Поволжья и Западного Казахстана.

Небольшой ареал и эндемичность *S. korshinskyi*, его стенотопность — приуроченность к местообитаниям одного типа — позволяют, на наш взгляд, отнести этот вид к числу редких и исчезающих, а также включить его в «Красную книгу России».

Гербарные образцы *S. korshinskyi*, собранные на правобережье р. Волги, хранятся в Ботаническом институте РАН (LE), Московском государственном университете (MW), Главном ботаническом саду РАН (MHA), на кафедре ботаники Ульяновского педагогического института.

В заключение выражаем искреннюю признательность Н. Н. Цвелеву, Д. В. Гельтману и И. Н. Сафроновой за просмотр и определение гербарных образцов и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский В. В. Акуловская степь // Ценные ботанические объекты Ульяновской области. Ульяновск, 1986. С. 55—61. — *Евдокимов Л. А.* Ковыль Коржинского на юго-западной границе ареала // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Межвуз. сб. Куйбышев: Кн. изд-во, 1977. С. 68—71. — *Исаченко Т. И., Рачковская Е. И.* Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1961. Вып. 13. С. 133—397. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к

Геоботанической карте СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 595—730. — *Лавренко Е. М.* Злаки и осоки, доминирующие в степных сообществах // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 206—220. — *Раков Н. С.* Ковыль Коржинского на западе Самарской Луки // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. С. 84—85. — *Сафронова И. Н.* О распространении *Stipa korshinskyi* Roshev. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 5. С. 769—771. — *Спрыгин И. И.* Растительный покров Средне-Волжского края. М.; Самара: ГИ, 1931. 66 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Poaceae* — Злаки // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 117—368. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Ульяновский педагогический институт

Получено 10 I 1993

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.087.1

А. Г. Боголюбов

КАК ПОСТУПАТЬ С ОДНОКРАТНЫМИ НАБЛЮДЕНИЯМИ, ИЛИ ДВУХФАКТОРНЫЙ ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ С ОДНИМ НАБЛЮДЕНИЕМ В ЯЧЕЙКЕ

A. G. BOGOLIUBOV. WHAT IS TO BE DONE WITH A SINGLE OBSERVATION OR TWO-WAY ANALYSIS OF VARIANCE WITH ONE OBSERVATION IN A CELL

На примере конкретного экспериментального материала демонстрируется полный двухфакторный дисперсионный анализ с одним наблюдением в ячейке. Специально описана недостаточно известная техника оценки значимости неаддитивных эффектов в дисперсионном анализе с одним наблюдением в ячейке. Обсуждается влияние неаддитивных эффектов на выводы факторного анализа. Критикуются некоторые распространенные суждения о степени влияния факторов на изменчивость исследуемой характеристики.

Несмотря на все многообразие ботанического материала, иногда достигающего труднообозримых размеров, по-видимому, почти каждый исследователь в своей практике сталкивался с однократными наблюдениями. Изучая свойства характеристики, которые удается измерять, наблюдать или фиксировать всего один раз, мы невольно задаемся вопросом, вынесенным в заголовок настоящей статьи, и стремимся отыскать способ опровержения или подтверждения своих высказываний. Широко известные и наиболее употребимые критерии проверки статистических гипотез требуют не менее двух измерений каждой из сравниваемых величин. Поэтому иной исследователь, имея дело с однократными данными, может решить, что математическая статистика принципиально неприменима в области его изысканий. Тем самым, опрометчиво лишая себя надежной методологии сомнения, он рискует оказаться полностью свободным в своих интерпретациях. Точнее, свобода его интерпретаций может быть ограничена только авторитетом, привычкой, предрассудком и фальшивым знанием — четырьмя категориями ошибок, указанными еще Роджером Бэконом. Вдумчивое использование методов математической статистики действительно часто помогает освободиться от различного рода заблуждений. Тем не менее утверждение об универсальности методов математической статистики для анализа любых уникальных данных равносильно признанию всемогущества этих методов и не соответствует уровню их развития.

Продемонстрируем возможность статистического анализа пусть однократных, но обязательно должным образом организованных данных. Если при каждом конкретном сочетании условий эксперимента или другого рода исследований проводились однократные наблюдения изучаемой характеристики, то, применяя дисперсионный анализ с одним наблюдением в ячейке, можно подвергнуть сомнению наши утверждения или гипотезы о поведении этой характеристики. Использование дисперсионного анализа — не редкость. Однако многие добросовестные исследователи, лишенные возможности проведения более одного измерения при каждом конкретном сочетании условий, ограничиваются визуальным анализом своих данных и не знают, на какие статистические методы можно

опереться во избежание содержательных ошибок. Знакомство с широким спектром методов дисперсионного анализа (Шеффе, 1980) помимо энтузиазма требует математической подготовки. Поэтому в данной работе на примере конкретных экспериментальных данных предлагается порядок расчетов, который может облегчить применение факторного анализа.

Полный двухфакторный анализ с одним наблюдением в ячейке

В эксперименте (Боголюбов, 1993) в контейнерах с песком выращивались монокультуры *Lolium multiflorum* Lam. Было выбрано два контролируемых фактора — плотностной (N) и трофический (R). Трофический фактор задавался 5 режимами внесения элементов минерального питания R_j и соответственно имел 5 уровней. Для плотностного фактора было выбрано 3 уровня — $N_0 = 0$, $N_1 = 125$, $N_2 = 450$ экз./м^2. Варианты опыта для каждого сочетания факторов обозначаются (i, j), где i — номер уровня плотностного фактора, $i = 1, 2, 3$; j — номер уровня трофического фактора, $j = 1, 2, \ldots, 5$. Индекс i соответствует плотности N_{i-1}, а индекс j — режиму обработки R_j. Число уровней первого (плотностного) фактора обозначим I, а число уровней второго — J. В табл. 1 приведены величины pH$_{\text{водн.}}$ песчаного субстрата на 12-е сут эксперимента, обозначенные y_{ij}. В данном примере $I = 3$, $J = 5$. При каждом сочетании условий эксперимента измерение pH производилось один раз.

ТАБЛИЦА 1

Дисперсионная таблица pH$_{\text{водн.}}$ субстрата на 12-е сут эксперимента

№ столбца		1	2	3	4	5	6	7
№ строки	N	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	y_{i*}	$\sum_j y_{ij}^2$
1	0	6.95	6.90	6.80	6.85	6.95	6.89	237.3775
2	125	7.55	7.00	7.25	7.15	6.75	7.14	255.2500
3	450	6.80	6.75	6.95	6.75	7.05	6.86	235.3700
4	y_{*j}	7.100	6.883	7.00	6.917	6.917		

Обозначим y_{**} оценку генерального среднего:

$$y_{**} = \frac{1}{IJ} \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} y_{ij}. \tag{1}$$

Если факторы не влияют на величины pH в каждом варианте (i, j) опыта, то все отклонения величин y_{ij} от генерального среднего случайны:

$$y_{ij} = y_{**} + e_{ij},$$

где e_{ij} — независимые нормально распределенные случайные величины, имеющие нулевое математическое ожидание и одинаковую дисперсию.

Рассмотрим средние величины при фиксированном уровне одного из факторов:

$$y_{i*} = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^{J} y_{ij}, \quad y_{*i} = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^{I} y_{ij}. \tag{2}$$

В данном примере y_{i*} являются средними pH субстрата при плотности монокультуры N_{i-1}. Эти величины представлены в столбце 6 табл. 1 как средние по строкам. Второе среднее y_{*j} — среднее pH субстрата при режиме обработки R_j. Эти величины представлены в строке 4 табл. 1 как средние по столбцам. Главный эффект i-го уровня первого фактора определяется как величина отклонения среднего y_{i*} от генерального среднего: $\alpha_i = y_{i*} - y_{**}$. Аналогично определяется главный эффект j-го уровня второго фактора: $\beta_j = y_{*j} - y_{**}$.

Проверяются следующие две нулевые гипотезы:

$$\mathrm{H}_N\text{: все } \alpha_i = 0, \quad \mathrm{H}_R\text{: все } \beta_j = 0.$$

Применительно к примеру эти гипотезы можно записать иначе:

$$\mathrm{H}_N : y_{1*} = y_{2*} = y_{3*} = y_{**},$$

$$\mathrm{H}_R : y_{*1} = y_{*2} = \ldots = y_{*5} = y_{**}.$$

Согласно гипотезе H_N, независимо от плотности монокультуры все величины pH, осредненные по трофическим условиям произрастания монокультуры, совпадают. Согласно гипотезе H_R, независимо от режимов обработки R_j все величины pH субстрата, осредненные по плотностному фактору, совпадают.

Числитель оценки дисперсии всей совокупности данных (табл. 1) называется полной суммой квадратов:

$$SS_{\text{П}} = \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} (y_{ij} - y_{**})^2. \tag{3}$$

Полную сумму квадратов представим в виде суммы квадратов главных эффектов каждого фактора SS_N, SS_R и некоторой остаточной суммы квадратов SS_e, а именно

$$SS_{\text{П}} = SS_N + SS_R + SS_e, \tag{4}$$

где

$$SS_N = \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} \alpha_i^2, \quad SS_R = \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} \beta_j^2, \quad SS_e = \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} (y_{ij} - y_{i*} - y_{*j} + y_{**}).$$

В данном случае остаточная сумма квадратов является суммой квадратов ошибки. Сначала удобно вычислить суммы квадратов главных эффектов:

$$SS_N = J \sum_{i=1}^{I} y_{i*}^2 - IJy_{**}^2,$$

$$SS_R = I \sum_{j=1}^{J} y_{*j}^2 - IJy_{**}^2, \tag{5}$$

затем установить полную сумму квадратов:

$$SS_{\text{П}} = \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} y_{ij}^2 - IJy_{**}^2 \tag{6}$$

и в последнюю очередь — сумму квадратов ошибки:

$$SS_e = SS_{\Pi} - SS_N - SS_R. \quad (7)$$

Числа степеней свободы ν_N и ν_R сумм квадратов главных эффектов на единицу меньше числа уровней соответствующих факторов:

$$\nu_N = I - 1, \quad \nu_R = J - 1. \quad (8)$$

Число степеней свободы ν_e сумм квадратов ошибки равно

$$\nu_e = \nu_N \nu_R = (I - 1)(J - 1). \quad (9)$$

Критерий проверки нулевых гипотез H_N и H_R на заданном уровне значимости α состоит в сравнении частных от деления величин $\overline{SS}_N = SS_N/\nu_N$, $\overline{SS}_R = SS_R/\nu_R$ на величину $\overline{SS}_e = SS_e/\nu_e$ с табулированным верхним α-пределом F-распределения с ν_1 и ν_2 степенями свободы, обозначаемым $F_{\alpha;\, \nu_1;\, \nu_2}$. Вычисляем статистики $\mathcal{F}_N$ и $\mathcal{F}_R$:

$$\mathcal{F}_N = \overline{SS}_N/\overline{SS}_e = \nu_R SS_N/SS_e\,,$$
$$\mathcal{F}_R = \overline{SS}_R/\overline{SS}_e = \nu_N SS_R/SS_e\,. \quad (10)$$

Гипотеза H_N отвергается на уровне значимости α, если

$$\mathcal{F}_N > F_{\alpha;\, \nu_N;\, \nu_e}\,.$$

Гипотеза H_R отвергается на уровне значимости α, если

$$\mathcal{F}_R > F_{\alpha;\, \nu_R;\, \nu_e}\,.$$

В критерии проверки гипотезы H_N первое число степеней свободы ν_1 критического уровня $F_{\alpha;\, \nu_1;\, \nu_2}$ равно ν_N, а в критерии проверки H_R $\nu_1 = \nu_R$. Поэтому критические уровни принятия гипотез H_N и H_R не совпадают, если $\nu_N \neq \nu_R$.

Удобен следующий порядок вычислений.

1. По формулам (2) заполняются столбец «y_{i*}» и строка «y_{*j}» дисперсионной таблицы. В табл. 1 это столбец 6 и строка 4. Например, число 6.89 столбца 6 строки 1 есть среднее по строке 1 из наблюдаемых величин pH при различных режимах обработки субстратов в контейнерах, не содержащих растений ($N_0 = 0$):

$$y_{1*} = (6.95 + 6.90 + 6.80 + 6.85 + 6.95)/5 = 6.89.$$

В позицию 7 по строке 1 заносится сумма квадратов этих 5 измеренных величин. Аналогичные операции можно сделать по столбцам табл. 1.

2. Составим вспомогательную табл. 2. В столбце 1 запишем генеральное среднее $y_{**} = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^{I} y_{i*}$, которое является средним величин из строк 1—3 столбца 6 табл. 1. Значения столбца 2 табл. 2 — это сумма квадратов чисел столбца 6 табл. 1: $\sum_{i=1}^{3} y_{i*}^2 = 6.89^2 + 7.14^2 + 6.86^2 = 145.5113$. По строке 4 табл. 1 устанавливается сумма квадратов: $\sum_{j=1}^{5} y_{*j}^2 = 7.1^2 + 6.883^2 + 7.0^2 + 6.917^2 + 6.917^2 = 242.4708$.

Для вычисления суммы $\sum_{i=1}^{I}\sum_{j=1}^{J} y_{ij}^2$, записанной в столбец 4 табл. 2, следует просуммировать числа столбца 7 табл. 1.

3. На основе табл. 2 по формулам (5) устанавливаем суммы квадратов главных эффектов: $SS_N = 5.145.5113—3 \cdot 5 \cdot 6.963^2 = 0.2364$, $SS_R = 3 \cdot 242.4708—3 \cdot 5 \cdot 6.963^2 = 0.0923$. По формуле (6) получим полную сумму квадратов: $SS_П = 727.9975—727.3201 = 0.6774$. Далее по формуле (7) получаем сумму квадратов ошибки: $SS_e = 0.3487$. Все эти величины заносим в табл. 3 результатов дисперсионного анализа. По формулам (8), (9) имеем числа степеней свободы $\nu_N = 2$, $\nu_R = 4$, $\nu_e = 8$ и записываем их в столбец 2 табл. 3. Затем по формулам (10) получаем статистики $\mathscr{F}_N = 2.71$ и $\mathscr{F}_R = 0.53$, которые заносим в столбец 3 табл. 3. Табличные значения $F_{0.05;\ 2;\ 8} = 4.46$, $F_{0.05;\ 4;\ 8} = 3.84$. Статистика $\mathscr{F}_N$ меньше 4.46, а статистика $\mathscr{F}_R$ меньше 3.84. Следовательно, нулевые гипотезы H_N и H_R можно принять на 5%-м уровне значимости.

ТАБЛИЦА 2

Промежуточные расчеты

1	2	3	4
y_{**}	$\sum_{i=1}^{I} y_{i*}^2$	$\sum_{j=1}^{J} y_{*j}^2$	$\sum_{i=1}^{I}\sum_{j=1}^{J} y_{ij}^2$
6.963	145.5113	242.4708	727.9975

ТАБЛИЦА 3

Результаты дисперсионного анализа $pH_{водн.}$ субстрата на 12-е сут эксперимента

Источник дисперсии	1	2	3
	SS	ν	$\mathscr{F}$
N	0.2364	2	2.71
R	0.0923	4	0.53
Ошибки	0.3487	8	

Интерпретация результатов дисперсионного анализа обычно требует осторожности. В данном случае возможны следующие интерпретации.

1. Ни трофические, ни плотностные условия произрастания монокультуры *L. multiflorum* не влияют на $pH_{водн.}$ песчаного субстрата.

2. На 12-е сут эксперимента не обнаружено влияния (значимых главных эффектов) трофических и плотностных условий произрастания монокультуры *L. multiflorum* на кислотно-щелочные свойства субстрата.

Первая трактовка излишне категорична, вторая, вне всякого сомнения, предпочтительнее. Во-первых, она останется корректной и в том случае, если будут обнаружены значимые главные эффекты того или иного фактора, например, на более поздних стадиях развития растений. Во-вторых, она остается в силе и в том случае, если будут обнаружены неаддитивные эффекты воздействия плотностных и трофических условий произрастания.

Взаимодействия в двухфакторном анализе с одним наблюдением в ячейке

В модели с постоянными факторами предполагается отсутствие взаимодействий каждого i-го уровня одного фактора с каждым j-м уровнем другого.

Случай отсутствия взаимодействий также называют случаем аддитивности эффектов. Практическое использование методов математической статистики редко укладывается в рамки условий, при соблюдении которых они были строго обоснованы. Например, хрестоматийное нарушение — нарушение условий нормальности распределений наблюдаемых случайных величин. Известно, что многие методы нечувствительны к нарушениям некоторых условий их обоснования. В частности, на выводы дисперсионного анализа слабо влияют отклонения распределений случайных величин от нормального. Однако в модели с постоянными факторами обнаружение неаддитивности эффектов может существенно повлиять на выводы. Пусть главные эффекты воздействия факторов не были значимы, но предположение об аддитивности эффектов отвергается. Тогда требуется признать, что отсутствие влияния факторов на изучаемый показатель окончательно не доказано (Шеффе, 1980 : 117).

Например, когда при каждом сочетании условий эксперимента мы имеем больше одного наблюдения, тогда проверка аддитивности эффектов не вызывает затруднений. Для этого рассчитывается сумма квадратов взаимодействий SS_{NR}, соотнесение которой с суммой квадратов ошибки позволяет сделать вывод об аддитивности или неаддитивности эффектов. Но в случае дисперсионного анализа с одним наблюдением в ячейке обычный F-критерий для взаимодействий неприменим. Однако если предположить, что взаимодействия являются функцией второго порядка главных эффектов α_i и β_j, то она должна иметь вид $G\alpha_i \beta_j$, где G — постоянная величина (Шеффе, 1980 : 157). В качестве оценки сумм квадратов взаимодействий при данном предположении служит функция

$$SS_G = \frac{IJ\left[\sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} \alpha_i \beta_j y_{ij}\right]^2}{SS_N SS_R}, \tag{11}$$

где величины SS_N и SS_R приведены в столбце 1 табл. 3. Двойную сумму, стоящую в числителе (11), представим в следующем виде:

$$\sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} \alpha_i \beta_j y_{ij} = \sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} (y_{i*} - y_{**})(y_{*j} - y_{**})\, y_{ij}. \tag{12}$$

Идея проверки гипотезы аддитивности эффектов состоит в разбиении суммы квадратов ошибки SS_e, вычисленной ранее (табл. 3), на две составляющие — SS_G и $SS_{\text{ост.}}$ Тем самым из суммы квадратов ошибок вычленяется та часть, которая обусловлена возможными мультипликативными воздействиями главных эффектов, пропорциональными их произведению $\alpha_i \beta_j$. Сравнение SS_G с остаточной величиной $SS_{\text{ост.}}$ дает критерий для проверки данной гипотезы. Для получения $SS_{\text{ост.}}$ достаточно из суммы квадратов SS_e вычесть величину SS_G:

$$SS_{\text{ост.}} = SS_e - SS_G. \tag{13}$$

Гипотеза аддитивности эффектов (отсутствия взаимодействий) принимается на уровне значимости α, если статистика

$$\mathcal{F}_G = \frac{(I-1)(J-1)\, SS_G}{SS_{\text{ост.}}} \leqslant F_{\alpha;\, 1;\, (I-1)(J-1)}. \tag{14}$$

Порядок расчетов согласно формулам (11)—(14) рассмотрим на основе данных, представленных в табл. 1—3.

1. Вычислим двойную сумму по формуле (12). В нашем примере имеем

$$\sum_{i=1}^{I} \sum_{j=1}^{J} \alpha_i \beta_j y_{ij} = 1.547 \cdot 10^{-2}.$$

При вычислении данной суммы не рекомендуется использовать излишне округленные значения средних y_{i*}, y_{*j} и y_{ij} (табл. 1, 2).

2. Подставим значение последней двойной суммы и суммы квадратов главных эффектов SS_N и SS_R из табл. 3 в формулу (11). Получим

$$SS_G = \frac{15\,(1.547)^2 \cdot 10^{-4}}{0.2364 \cdot 0.0923} = 0.1645.$$

3. По формуле (13) имеем величину остатка

$$SS_{\text{ост.}} = 0.3487 - 0.1645 = 0.1842.$$

4. По формуле (14) вычисляем статистику критерия

$$\mathcal{F}_G = \frac{8 \cdot 0.1645}{0.1842} = 7.144.$$

Находим табличное значение $F_{0.05;\ 1;\ 8} = 5.32$ при уровне значимости $\alpha = 0.05$. Величина $F_G > 5.32$. Следовательно, гипотеза аддитивности эффектов отвергается на 5%-м уровне значимости.

Таким образом, на основе данных, полученных на 12-е сут эксперимента, мы не можем полагать окончательно доказанным отсутствие влияния плотностных и трофических условий произрастания монокультуры *L. multiflorum* на кислотно-щелочные свойства песчаного субстрата.

Обсуждение

При обработке полученных данных в рамках модели с постоянными факторами игнорирование существования неаддитивных эффектов может приводить к ложному толкованию результатов работы. В рассмотренном примере не были опровергнуты гипотезы H_N и H_R об отсутствии влияния плотностных и трофических факторов на $pH_{\text{водн.}}$ субстрата. Затем были предложены две возможные интерпретации результатов статистической обработки. Одна из них была заведомо категорична, вторая, напротив, отличалась осторожностью. Выявление значимых неаддитивных эффектов подтвердило преждевременность утверждения о независимости $pH_{\text{водн.}}$ субстрата от плотностных и трофических условий произрастания монокультуры, но сохранило в силе вторую трактовку, согласно которой влияния данных факторов не обнаружено.

Значимые неаддитивные эффекты («взаимодействия») при незначимых главных эффектах указывают на необходимость дальнейшего исследования, которое может яснее показать влияние факторов на изучаемую характеристику. В табл. 4 приведены величины $pH_{\text{водн.}}$ субстрата на 35-е сут эксперимента, а в табл. 5 — результаты дисперсионного анализа. На основе этих данных нулевая гипотеза H_N об отсутствии влияния плотностного фактора на кислотно-щелочные свойства среды отвергается на 5%-м уровне значимости, а нулевая гипотеза H_R о независимости этих свойств от режима поступления элементов минерального питания принимается. Неаддитивные эффекты на 35-е сут эксперимента также оказались незначимыми ($\mathcal{F}_G = 0.96$). Нам не остается ничего другого, как признать влияние плотности монокультуры на кислотность субстрата и независимость кислотности от режима поступления элементов минерального питания. Если к выводу о независимости $pH_{\text{водн.}}$ субстрата от трофического

ТАБЛИЦА 4

Величины $pH_{водн.}$ субстрата на 35-е сут эксперимента

N	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	$y_{i\bullet}$
0	7.00	7.05	7.90	6.90	6.95	7.16
125	7.15	7.00	7.05	7.05	6.95	7.04
450	6.60	6.05	6.45	6.75	6.95	6.50
$y_{\bullet j}$	6.92	6.70	7.13	6.90	6.85	

ТАБЛИЦА 5

Результаты дисперсионного анализа $pH_{водн.}$ субстрата на 35-е сут эксперимента

Источник дисперсии	SS	ν	$\mathcal{F}$
N	1.2350	2	6.76*
R	0.2895	4	0.79
Ошибки	0.7305	8	
G	0.0785		0.96

Примечание. * Превышение критического значения $F_{0.05;\nu_1;\nu_e}$.

фактора R, по-видимому, надо относиться с осторожностью вследствие, например, неизбежной активности почвенных микроорганизмов, то к утверждению о средообразующем влиянии внутривидовой конкуренции — с гораздо бóльшим доверием.

Часто взаимодействия дисперсионного анализа трактуются как реально существующие взаимодействия факторов. При этом забывается, что исследуется изменчивость выбранной характеристики при варьировании факторов, а не факторы как таковые. Поэтому на основе дисперсионного анализа крайне нежелательны заключения о природе факторов или их взаимоотношениях. В наших исследованиях лучше вести речь о неаддитивных воздействиях факторов или неаддитивных эффектах, реже употребляя термин «взаимодействие». Одновременное действие факторов может оказаться мультипликативным. В такой ситуации неудивительно отрицание гипотезы аддитивности эффектов. Нелинейность наблюдаемых процессов и синергические свойства явлений тоже могут приводить к значимым неаддитивным эффектам. Но нельзя рассматривать значимые неаддитивные эффекты как окончательное доказательство, например, нелинейности процессов или синергических свойств явлений. Как правило, значимые неаддитивные эффекты указывают на необходимость дополнительных исследований. Интерпретируя результаты дисперсионного анализа, полезно помнить о возможном косвенном воздействии контролируемых факторов на изучаемую характеристику. В табл. 6 представлены допустимые выводы о влиянии факторов на изменчивость выбранной характеристики. В нашем примере мы столкнулись сначала со случаем, показанным в строке 8, а затем — со случаем, показанным в строке 3 табл. 6. Если гипотеза аддитивности эффектов (H_{NR}) принята, то у нас есть право делать вполне определенные заключения о влиянии факторов, строки 1—4 табл. 6. Если, напротив, гипотеза H_{NR} отвергается, то, как правило, целесообразно воздержаться от категоричных суждений, строки 6—8, табл. 6.

Полную сумму квадратов $SS_{п}$ еще называют (Леман, 1979) полной изменчивостью, а суммы квадратов главных эффектов — компонентами изменчивости, обусловленными контролируемыми факторами. Содержание термина «изменчивость»

ТАБЛИЦА 6

Допустимые заключения о влиянии факторов на изменчивость исследуемой характеристики

№ строки	Гипотеза			Заключение	
				влияние фактора	
	H_N	H_R	H_{NR}	N	R
1	—	—	+	Есть	Есть
2	+	—	+	Нет	»
3	—	+	+	Есть	Нет
4	+	+	+	Нет	»
5	—	—	—	Есть	Есть
6	+	—	—	Не обнаружено	»
7	—	+	—	Есть	Не обнаружено
8	+	+	—	Отсутствие влияния не доказано	

Примечание. «—» — гипотеза отвергнута, «+» — принята.

в дисперсионном анализе не всегда эквивалентно пониманию изменчивости в областях приложения наших усилий. Прежде чем использовать эту терминологию дисперсионного анализа, разумно убедиться в ее соответствии принципиальным сторонам вопроса. В случае одного наблюдения в ячейке полная изменчивость разбивается на составляющие SS_N и SS_R, величины которых определяются факторами N и R, и на сумму квадратов ошибки SS_e:

$$SS_{\text{П}} = SS_N + SS_R + SS_e. \quad (15)$$

На основе равенства (15) и ему аналогичных распространены рассуждения о долях изменчивости признака, обусловленных контролируемыми факторами. Помимо этого, для ранжировки факторов по степени влияния на изменчивость признака используется процент вклада сумм квадратов главных эффектов в полную сумму квадратов. Несмотря на большую привлекательность равенства (15), надо принять во внимание его исключительно вспомогательную роль в построении критериев проверки нулевых гипотез. Дисперсионный анализ нацелен на выявление значимости воздействия факторов на исследуемую характеристику и не дает критериев для ранжировки факторов, оказавших значимое воздействие. Суммы квадратов главных эффектов зависят от числа уровней факторов и количества наблюдений. Поэтому при различных степенях свободы разных источников дисперсии сумма квадратов главного эффекта незначимого фактора может превосходить сумму квадратов главного эффекта значимого. Рассмотрим гипотетический пример. Предположим, что в табл. 5 величина $SS_R = 1.3345$, а не 0.2895, как указано в таблице. Тогда $SS_{\text{П}} = 1.235 + 1.3345 + 0.7305 = 3.30$. Доля изменчивости, обусловленная фактором R, составляет 40.4% и превосходит долю изменчивости в 37.4%, обусловленную фактором N. Но воздействия фактора R незначимы:

$$\mathcal{F}_R = 3.65 < F_{0.05;\ 4;\ 8} = 3.84,$$

а фактора N — значимы:

$$\mathcal{F}_N = 6.76 > F_{0.05;\ 2;\ 8} = 4.46.$$

Неудачны также попытки ранжировать факторы по величинам соответствующих статистик $\mathcal{F}$ по правилу: чем больше статистика $\mathcal{F}$, тем выше степень влияния фактора на изменчивость показателя. Но числа степеней свободы влияют

на статистику $\mathcal{F}$. Поэтому статистика $\mathcal{F}_R$ незначимого фактора R может превосходить статистику $\mathcal{F}_N$ значимого N. Тем самым по этому правилу незначимому воздействию будет приписана более высокая степень влияния по сравнению со значимым.

Мы рассмотрели модель с постоянными факторами. Вместе с тем в дисперсионном анализе известны модели со случайными факторами, рандомизированные, смешанные и др. Каждая из них имеет свои преимущества. Выводы в модели со случайными факторами не зависят от существования значимых неаддитивных эффектов. В рандомизированных моделях можно пытаться выявлять значимые эффекты, которые в рамках модели с постоянными факторами были почти значимыми.

Благодаря доступности вычислительной техники и легкости обращения с пакетами статистических программ многие исследователи не только не утруждают себя знакомством с математической статистикой, но и работают с программами, не имея их полноценного описания. Вследствие коммерциализации всех сфер, связанных с реализацией компьютеров, некоторые программисты описывают только способ обращения к своим программам и умалчивают об использованных методах. Продукция такого рода противоречит природе научного поиска. Каждый уважающий себя исследователь должен помнить, что автор — это лицо, ответственное за все ошибки программиста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боголюбов А. Г. Теоретические представления исходов внутривидовой конкуренции и их экспериментальная проверка. Плотностная инвариантность // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 1—14. — *Леман Э.* Проверка статистических гипотез. М.: Наука, 1979. 408 с. — *Шеффе Г.* Дисперсионный анализ. М.: Наука, 1980. 512 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 II 1993

SUMMARY

Using the experimental data the complete scheme of two way analysis of variance with one observation in a cell is demonstrated. The technique allowing to estimate the non-additive effects singificance, which is not generally known, is described. The influence of non-additive effects upon the results of two-way analysis is discussed. Some commonly spread beliefs about the extent to which factors affect variance are criticized.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

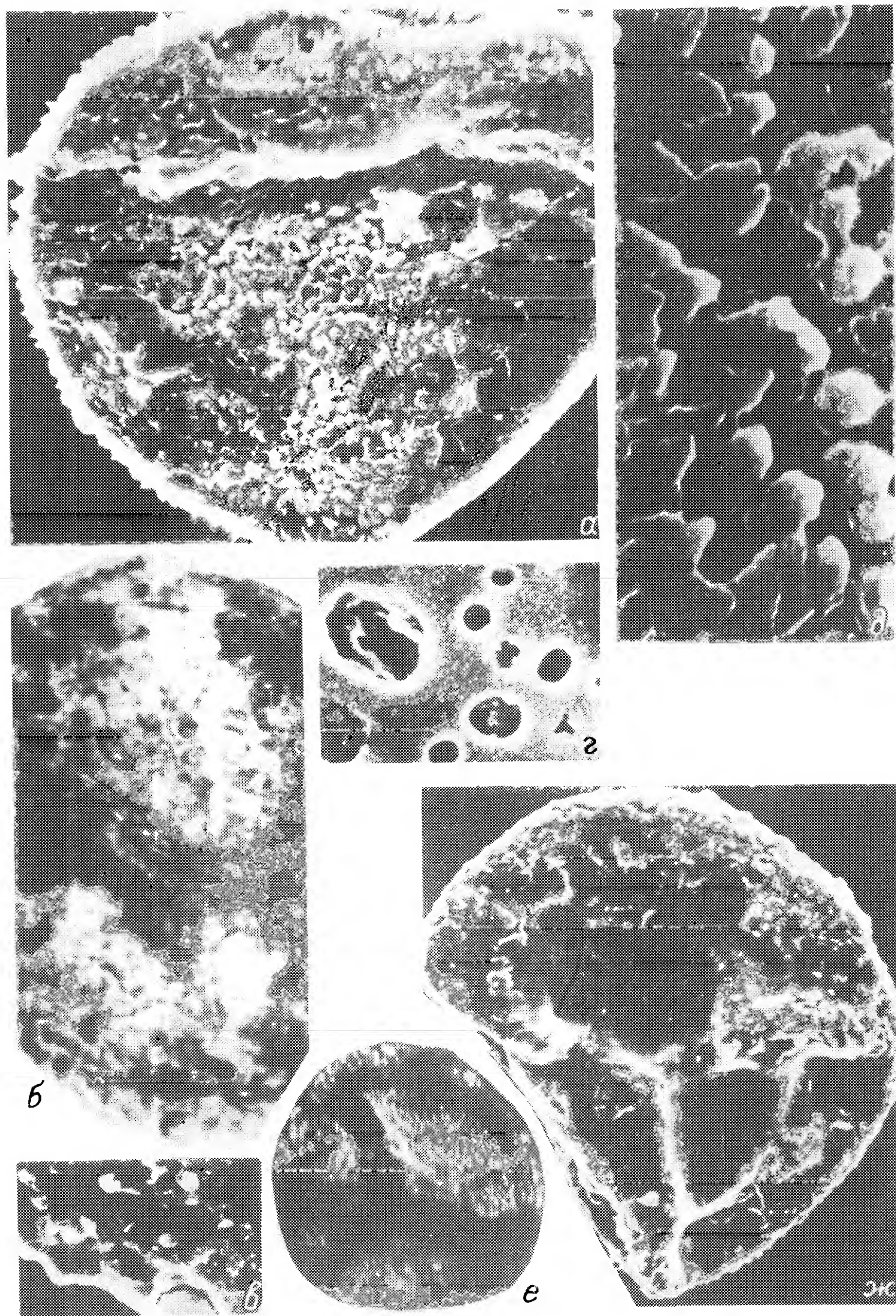


Таблица I. Споры *Archaeopteris* sp. 1.

а, г, д — микроспора, СЭМ: *а* — дистальная сторона, ×750, *г* — фрагмент спородермы, ×750, *д* — фрагмент спородермы, ×5000; ***в, ж*** — мегаспора, СЭМ: *в* — край мегаспоры, ×500, *ж* — общий вид, ×150; *б* — центральная часть мегаспоры, СМ, ×150; *е* — микроспора, СМ, ×150.

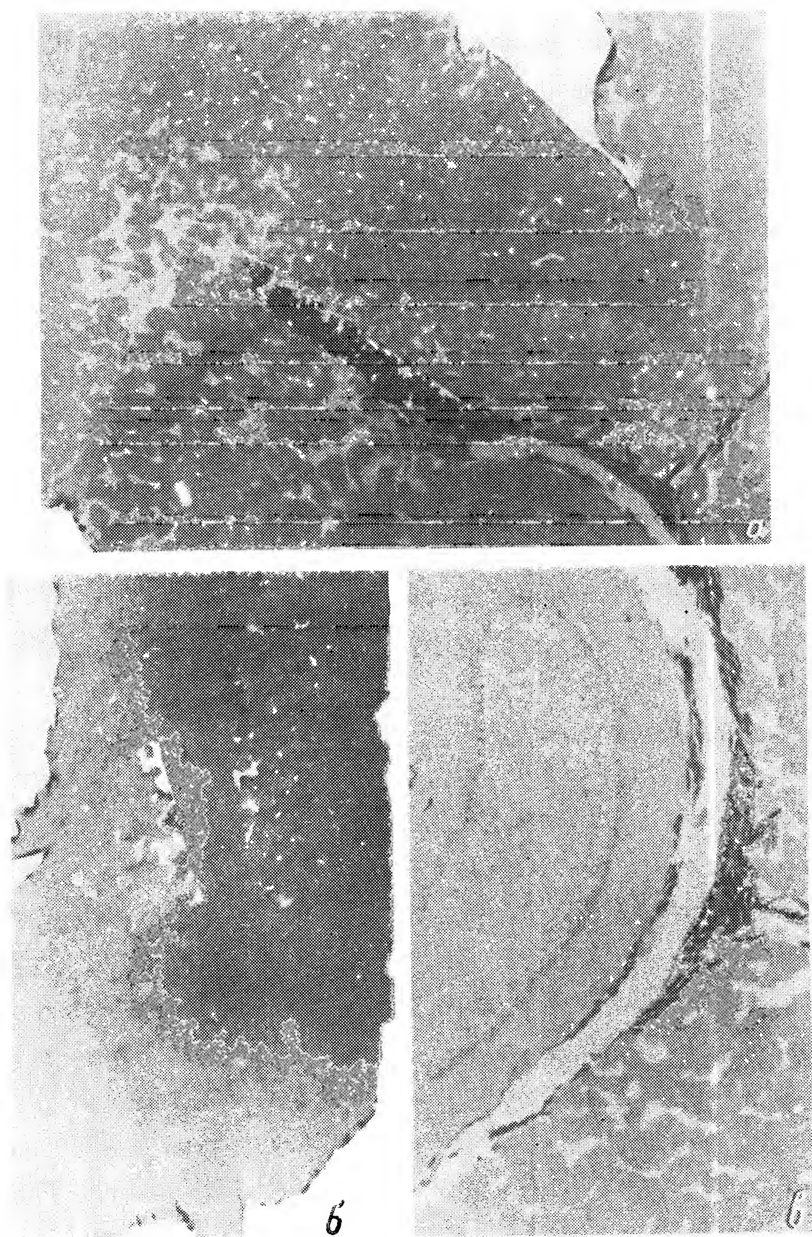
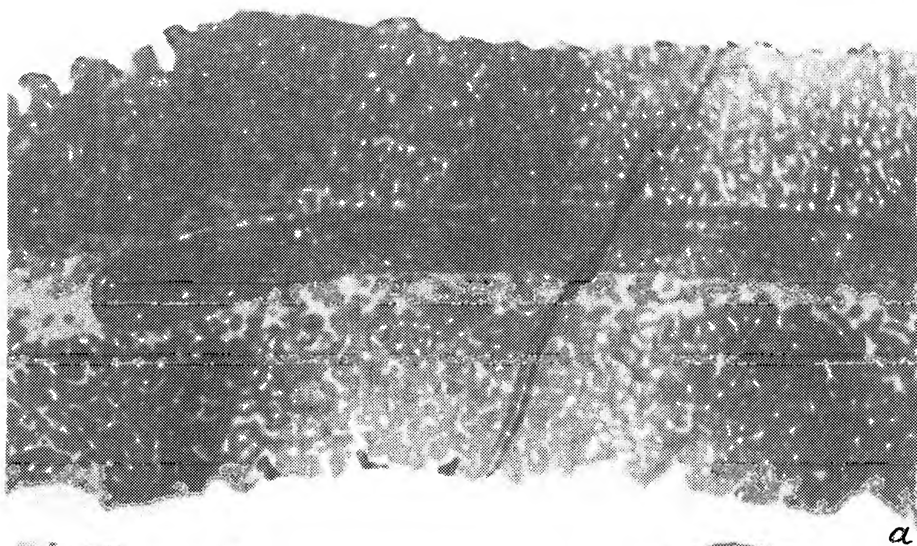
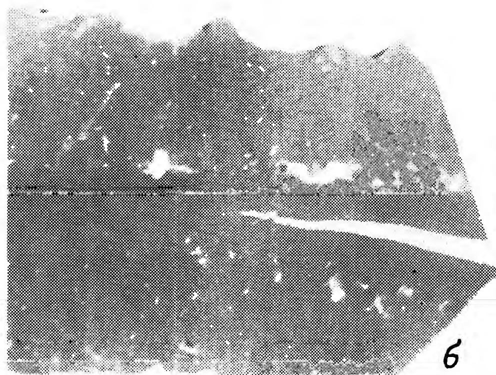
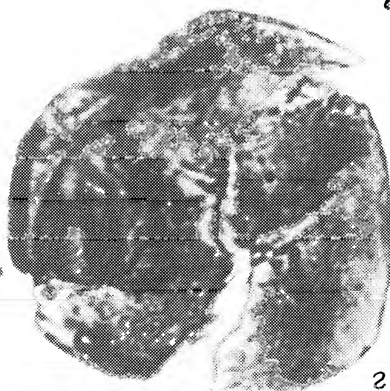
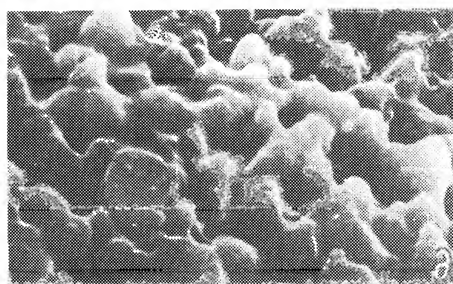


Таблица II. Ультратонкие срезы спородермы *Archaeopteris* sp. 1 (ТЭМ).
а, *в* — мегаспора: *а* — ×3200, *в* — ×6400; *б* — микроспора, ×6700.









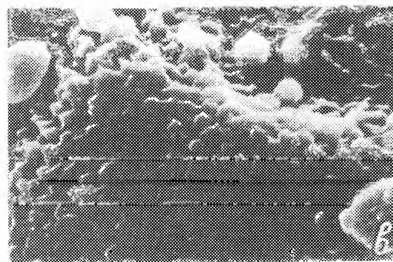


Таблица III. Споры *Archaeopteris* sp. 2.

а, *б* — ультратонкие срезы спородермы, СЭМ: *а* — мегаспора, ×3200, *б* — микроспора, ×4900; *в*—*д* — микроспора: *в* — фрагмент спородермы, СЭМ, ×10 000, *г* — СМ, ×150, *д* — фрагмент спородермы, СЭМ, ×1500

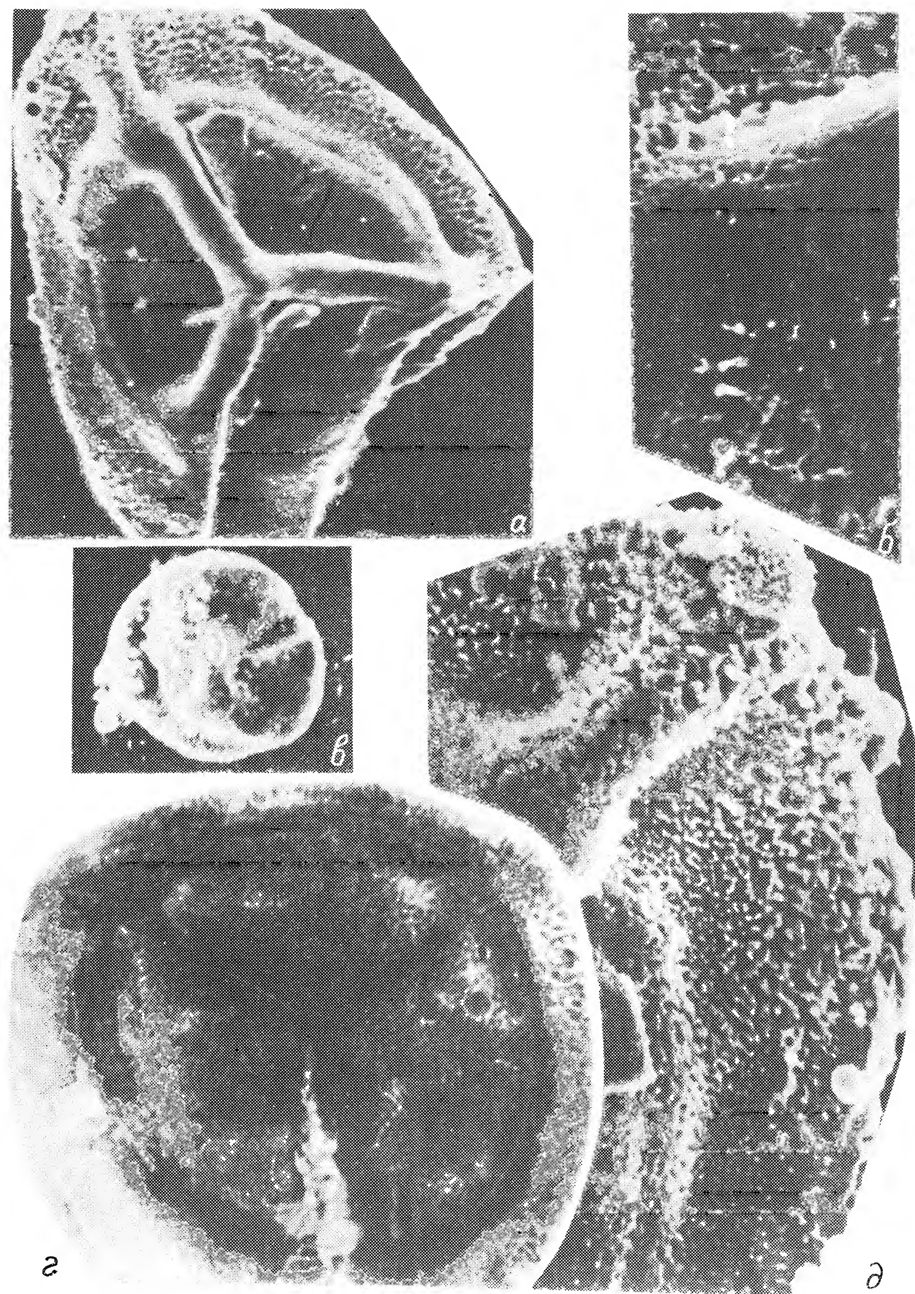


Таблица IV. Споры *Archaeopteris* sp. 2.

а, б, д — мегаспора, СЭМ: *а* — ×150, *б* — ×15 000, *д* — ×750; *в* — микроспора, СЭМ, ×300; *г* — мегаспора, СМ, ×150.

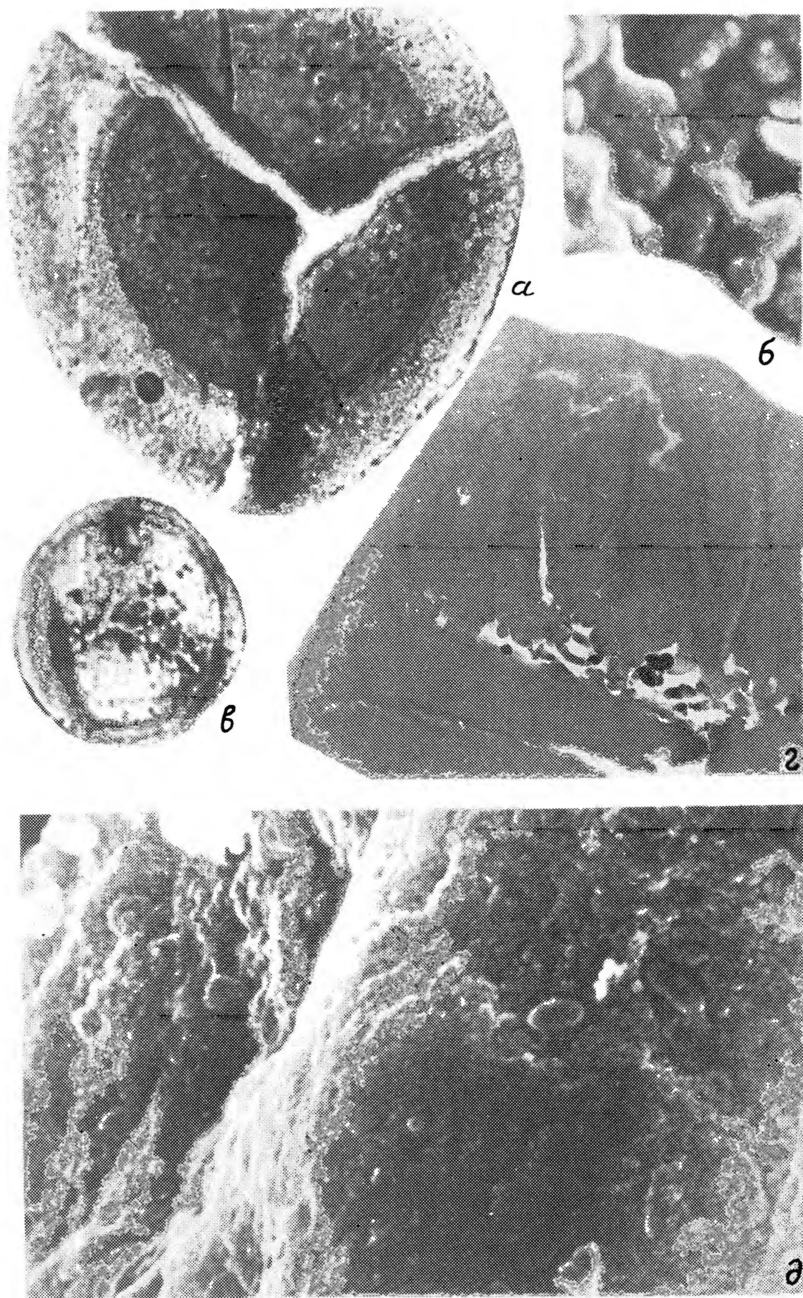


Таблица V. Споры *Archaeopteris sibirica*.

а, *д* — мегаспора: *а* — СМ, ×150, *д* — фрагмент спородермы в области тетрадного рубца, СЭМ, ×3900; *б*—*г* — микроспора: *б* — фрагмент спородермы, СЭМ, ×7500, *в* — общий вид, СМ, × 150, *г* — ультратонкий срез спородермы, ТЭМ, × 8600.

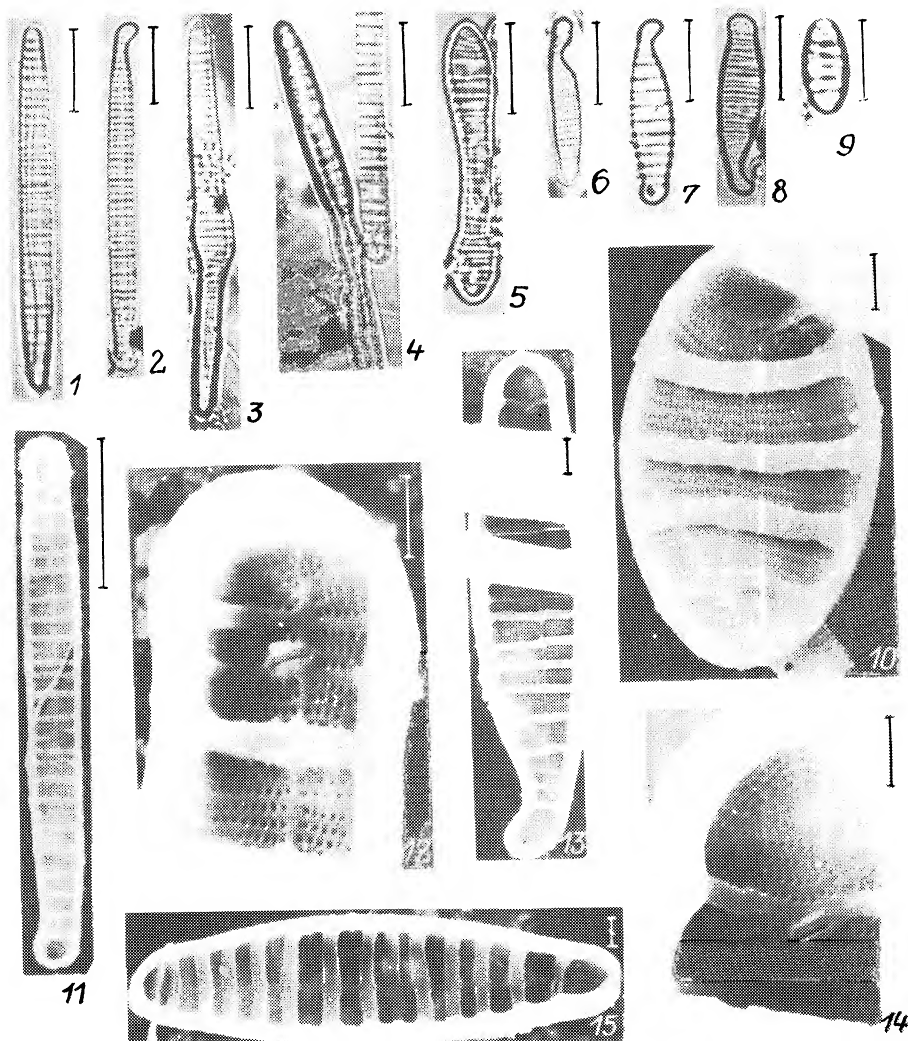


Таблица I. *Diatoma tenue* var. *tenue*.

1—10 — разные формы створок; *11—15* — внутренняя поверхность створок: *11, 13* — створки с отогнутым концом, щель двугубого выроста расположена под углом к штрихам, *12, 14* — концы створок, щель двугубого выроста расположена под углом к штрихам, *15* — 2 двугубых выроста, расположенных диагонально к осевому полю. *1—9* — СМ; *10—15* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—9, 11* — 10; *10, 12—15* — 1 мкм.

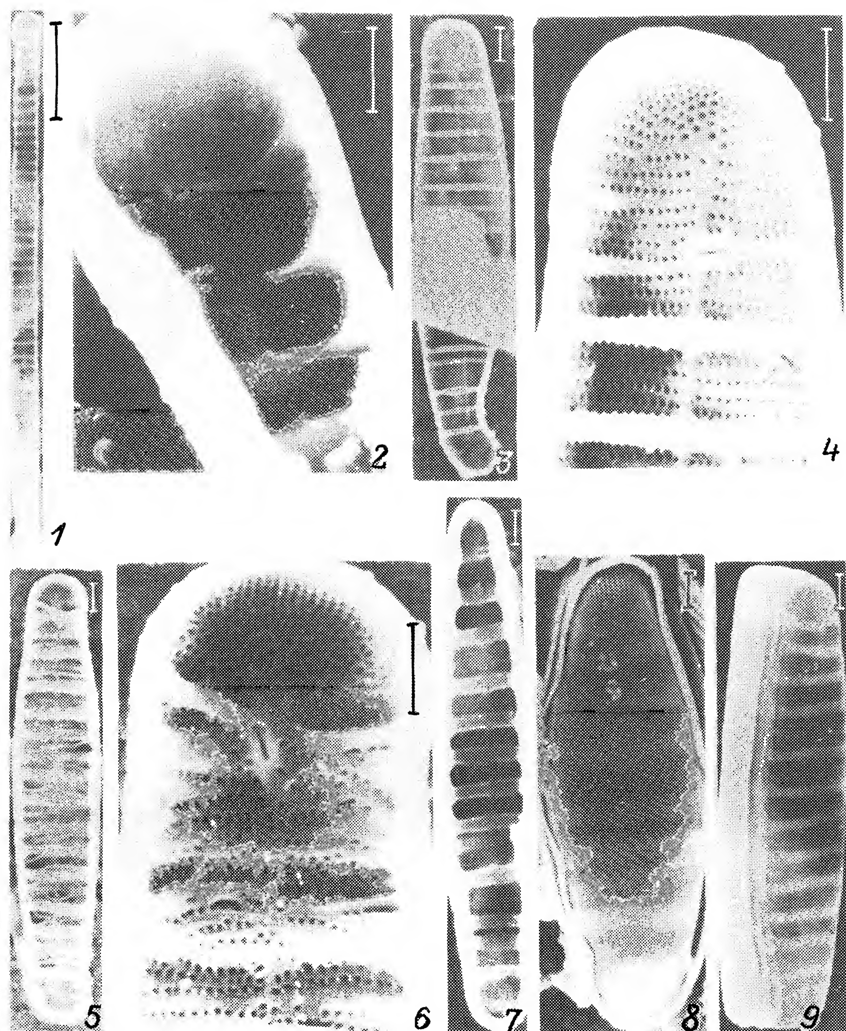


Таблица II. *Diatoma tenue* var. *elongatum* (*1*, *2*) и *D. tenue* (*3—9*).

1—7 — внутренняя поверхность створок; *8* — наружная поверхность створки; *9* — панцирь. *1* — створка со щелью двугубого выроста, параллельной штрихам, конец створки не отогнут; *2*, *4* — концы створок со щелью двугубого выроста, параллельной штрихам; *3* — створка со щелью двугубого выроста, параллельной штрихам, конец створки отогнут; *5*, *6* — створка и конец створки с искривленными штрихами и щелью двугубого выроста, почти параллельной осевому полю; *7—9* — 2 двугубых выроста, расположенных по одну сторону осевого поля. СЭМ. Масштабная линейка: *1* — 10; *2—9* — 1 мкм.

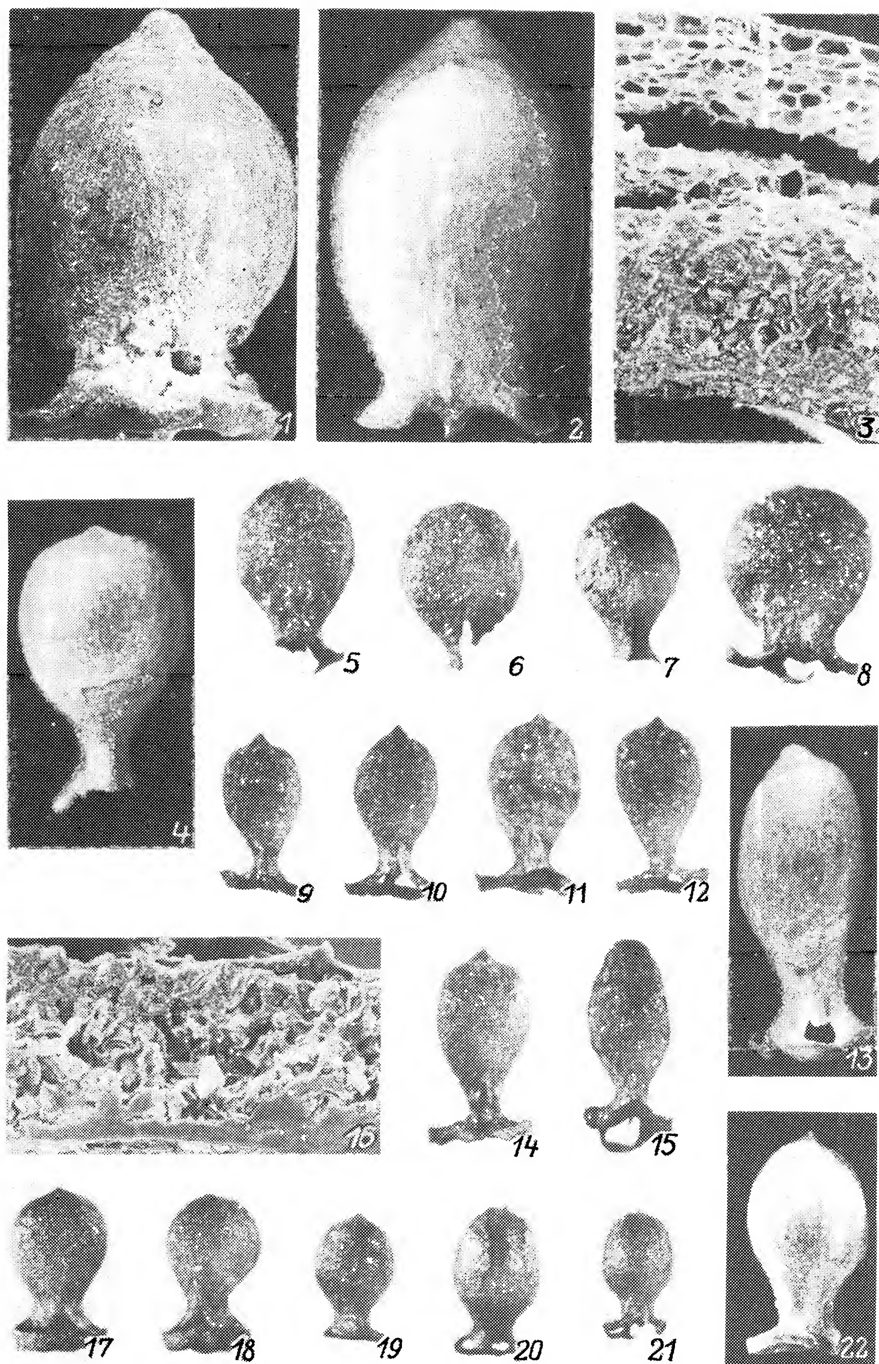


Таблица. *Cladium*.

1 — *C. mariscoides*, современный эндокарпий, ×32; *2*, *3* — *C. mariscus* (*2* — современный эндокарпий, ×35; *3* — фрагмент скола плода, ×180); *4—8* — *C.* cf. *europaeum*, ископаемые эндокарпии (*4* — ×35, колл. 508, БИН; *5—8* — ×20, колл. 505, БИН); *9—15* — *C. sibiricum*, ископаемые эндокарпии, колл. 526, БИН (*9—12*, *14*, *15* — ×20; *13* — ×35); *16—18* — *C. reidiorum*, колл. Кон-3, ПГО «Новосибирскгеология» (*16* — фрагмент скола ископаемого эндокарпия, ×300; *17*, *18* — ископаемые эндокарпии, ×20); *19—22* — *C. balticum*, ископаемые эндокарпии, колл. 471, БИН (*19—21* — ×20; *22* — ×35). *1—4*, *13*, *16*, *22* сняты на JSM-35C.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 9